

**Zur Populationsökologie
von Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*)
aus unterschiedlichen Agrarökosystemen**

**Von der Gemeinsamen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Technischen Universität Carolo-Wilhelmina
zu Braunschweig
zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)
genehmigte**

Dissertation

**von Mario Tobias
aus Wolfenbüttel**

1. Referent: Prof. Dr. Otto Larink
2. Referent: PD Dr. habil. Stefan Schrader

eingereicht am: 17. 02. 2000

mündliche Prüfung (Disputation) am: 02. 05. 2000

**Zur Populationsökologie
von Knoblauchkröten
(*Pelobates fuscus*)
aus unterschiedlichen
Agrarökosystemen**

von Mario Tobias



Danksagungen

Mehr als nur eine Person hat es mir ermöglicht, diese Arbeit parallel zu meiner Berufstätigkeit anzufertigen. Bei ihnen allen möchte ich mich sehr herzlich dafür bedanken.

Mein ganz besonderer Dank gilt dabei Prof. Dr. OTTO LARINK, der bereit war, die Arbeit auch außerhalb des Institutes zu betreuen und der mir zu jeder Zeit unterstützend zur Seite stand.

Für die Übernahme des zweiten Referates und zahlreiche kritische Anregungen danke ich PD Dr. habil. STEFAN SCHRADER sehr.

Ganz herzlich bedanken möchte ich mich bei Dr. BERND HOPPE-DOMINIK vom Umweltamt der Stadt Braunschweig, der nicht nur die Diplomarbeit anregte, sondern durch die Organisation der Fanganlagen und der finanziellen Unterstützung dieses mehrjährige Projekt erst ermöglicht hat.

Die Durchführung der umfangreichen Freilandarbeiten wäre ohne die flexible Einteilung meiner Dienstzeit nicht möglich gewesen. Mein herzlicher Dank dafür gilt dem Fachbereichsleiter „Bau und Umwelt“ der Gemeinde Vechelde, JÜRGEN BLOCH.

Nicht nur für ihre andauernde Hilfe am Teich, sondern vor allem für die unzähligen Abende, die durch Sortieren der Photos und Zusammenschreiben „draufgingen“, danke ich meiner Partnerin KATJA RETZLAFF von ganzem Herzen.

Für die hervorragende mehrjährige Zusammenarbeit und ihre erfolgreichen Ergebnisse möchte ich insbesondere THOMAS ROMANOWSKY herzlich danken. Für die Hilfe mit der Statistik geht mein Dank außerdem an MICHAEL PAPENDIECK sowie an HENNING ARPS für das Scannen und Bearbeiten von Fotos und Karten.

Mein tiefer Dank für die Großzügigkeit über vier Jahre hindurch jegliche Art von Versuchen auf ihren Flächen durchführen zu dürfen, gebührt den Landwirten HARTMUT LENGE (Standort Brache) und THOMAS MITTENDORF (Standort Acker). Ohne ihre Unterstützung wäre der Vergleich dieser Agrarökosysteme nicht möglich gewesen.

Für kritische Anregungen und Hilfe bei den Publikationen, danke ich allen Mitarbeitern und „Kollegen“ am Zoologischen Institut der TU Braunschweig sowie INGO SCHÜDER (1996), dem Bio-LK des Studienkolleg BS und der Jugendfeuerwehr Schapen (1997) sowie - stellvertretend für alle Mitarbeiter des Grünflächenamtes der Stadt - HENNING GLAUBITZ für die Hilfe beim Aufbau der Zäune (1996-1999).

„Danke“ außerdem an alle Personen, die meine Arbeit lesen und bei denen sie hoffentlich das Interesse an populations- und agrarökologischen Fragestellungen sowie insbesondere an der „liebenswerten Art“ der Knoblauchkröte weckt.

Inhaltsverzeichnis

Kapitel	Seite
1. Einleitung, Zielsetzung und Aufbau	1
2. Untersuchungsgebiet und -zeitraum	
2.1 Geologie und Lage des Untersuchungsgebietes	4
2.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes	4
2.3 Charakterisierung der Agrarökosysteme „Acker“ und „Brache“	5
2.4 Lage der Fangzäune	6
2.5 Fauna des Umlandes (ohne Herpetofauna)	7
2.6 Herpetofauna des Schapenteiches	8
2.7 Untersuchungszeitraum	8
3. Dynamik und Geschlechterstruktur	
3.1 Einleitung	10
3.2 Material und Methoden	
3.2.1 Erfassung des Amphibienbestandes	10
3.2.2 Geschlechtsunterschiede	11
3.3 Ergebnisse	
3.3.1 Absolute Zahlen und Geschlechterstruktur	12
3.3.2 Dynamik	14
3.3.3 Subadulte und juvenile Knoblauchkröten	15
3.4 Diskussion	
3.4.1 Methodenkritik	15
3.4.2 Ergebnisdiskussion	16
3.5 Zusammenfassung	18
4. Dynamik der morphometrischen Parameter	
4.1 Einleitung	20
4.2 Material und Methoden	
4.2.1 Körpermasse	20
4.2.2 Kopf-Rumpf-Länge	21
4.2.3 Morphologische Parameter im Verlauf der Anwanderung	21
4.3 Ergebnisse	
4.3.1 Dynamik der Körpermasse	21
4.3.2 Dynamik der Kopf-Rumpf-Länge	27
4.3.3 Konditionsindex	31
4.3.4 Korrelation von Masse und Kopf-Rumpf-Länge	32
4.3.5 Morphometrische Parameter im Verlauf der Anwanderung	33
4.4 Diskussion	
4.4.1 Methodenkritik	35
4.4.2 Ergebnisdiskussion	36
4.5 Zusammenfassung	43

5 Dynamik während der Laichzeit

5.1	Einleitung	44
5.2	Material und Methoden	44
5.3	Ergebnisse	45
5.4	Diskussion	
5.4.1	Methodenkritik	47
5.4.2	Ergebnisdiskussion	48
5.5	Zusammenfassung	51

6 Vergleich aufeinanderfolgender Anwanderungen

6.1	Einleitung	52
6.2	Material und Methoden	52
6.3	Ergebnisse	
6.3.1	Dynamik morphometrischer und phänologischer Parameter	52
6.3.2	Differenz morphometrischer Parameter in Abhängigkeit der Konstitution während der ersten Anwanderung	54
6.3.3	Vergleich der Konditionsindizes	55
6.3.4	„Wiederkehrer“ im Verlauf von vier Jahren	56
6.3.5	Anteil der „Wiederkehrer“ an der Gesamtzahl eines Jahres	59
6.4	Diskussion	60
6.5	Zusammenfassung	69

7 Vergleich von Rückwanderungen mit folgenden Anwanderungen

7.1	Einleitung	70
7.2	Material und Methoden	70
7.3	Ergebnisse	
7.3.1	Dynamik morphometrischer und phänologischer Parameter	70
7.3.2	Differenz morphometrischer Parameter in Abhängigkeit der Konstitution während der Rückwanderung	71
7.3.3	Vergleich der Konditionsindizes	72
7.3.4	„Wiederkehrer“ im Verlauf von vier Jahren	73
7.3.5	Anteil der „Wiederkehrer“ an der Gesamtzahl eines Jahres	76
7.4	Diskussion	
7.4.1	Ergebnisdiskussion	77
7.4.2	Einflüsse landwirtschaftlicher Bewirtschaftung	81
7.5	Zusammenfassung	84

8 Laborversuche zum Eingrabeverhalten

8.1	Einleitung	85
8.2	Material und Methoden	85
8.2.1	Wahlversuche zur Bodenpräferenz	86
8.2.2	Versuche zur Eingrabbtiefe bei versch. Oberflächenstrukturen	86
8.3	Ergebnisse	
8.3.1	Wahlversuche zur Bodenpräferenz	87
8.3.2	Versuche zur Eingrabbtiefe bei versch. Oberflächenstrukturen	88

8.4	Diskussion	
8.4.1	Methodenkritik	90
8.4.2	Ergebnisdiskussion	90
8.5	Zusammenfassung	92
9	Laborversuche zum Einfluß der Habitatstruktur auf den Beutefangerfolg	
9.1	Einleitung	93
9.2	Material und Methoden	93
9.3	Ergebnisse	95
9.4	Diskussion	
9.4.1	Methodenkritik	96
9.4.2	Ergebnisdiskussion	96
9.5	Zusammenfassung	97
10	Freilanduntersuchung zum Nahrungspotential	
10.1	Einleitung	98
10.2	Material und Methoden	98
10.3	Ergebnisse	99
10.4	Diskussion	100
10.5	Zusammenfassung	101
11	Einordnung und Ausblick der vorliegenden Untersuchung	
11.1	Bedeutung mehrjähriger Untersuchungen	102
11.2	Bedeutung der Analyse terrestrischer Habitate	103
11.3	Bedeutung der untersuchten Population für das Agrarökosystem	103
11.3.1	Bedeutung der weiblichen Individuen	104
11.3.2	Bedeutung der männlichen Individuen	106
11.3.3	Diskussion der Berechnungen	108
11.4	Möglichkeiten für eine „amphibienverträgliche“ Bewirtschaftung	110
11.5	Ausblick auf die künftige Dynamik der Population	111
12	Zusammenfassung	115
13	Literatur	117
	Abbildungsverzeichnis	128
	Tabellenverzeichnis	131
14	Anhang	134

1. Einleitung, Zielsetzung und Aufbau

Die Forschungsfelder „Agrarökologie“, „Populationsökologie“ und „Feldherpetologie“ sind drei Einzelbereiche, zu denen in der naturwissenschaftlichen Literatur mittlerweile eine Vielzahl an Publikationen vorliegen. Demgegenüber gibt es zu Kombinationen dieser Disziplinen nur sehr wenige Beispiele.

Die Verbindung der ersten beiden Forschungsgebiete beschränkt sich zumeist auf die Analyse der Fauna von Schadinsekten, Bodenarthropoden oder der subterrestrischen Bodenfauna (LANDIS 1994, ALTIERI 1999 u.a.), während sich populationsökologische Fragestellungen an Amphibien in der Regel mit deren Wanderverhalten oder Gewässeraufenthalt beschäftigen (EIBL-EIBESFELDT 1955, HEUSSER 1963; 1969, BLAB 1986, DEXEL & KNEITZ 1987, WOLF 1993, WIENER 1995 u.v.a.m.).

Die Kombination von Amphibien und Agrarökologie hat in jüngerer Zeit schließlich eine Reihe wichtiger Versuche zum Einfluß der Bewirtschaftung hervorgebracht (vgl. OLDHAM et al. 1993; 1997, SCHNEEWEIß & SCHNEEWEIß 1997). Trotzdem stellen populationsökologische Untersuchungen an Amphibien in landnutzungsorientierten Lebensräume nach wie vor eine Ausnahme dar, wie ein erst kürzlich stattgefundener Workshop zu „Amphibien in der Agrarlandschaft“ deutlich belegt (vgl. BERGER 1989, ROMANOWSKY & TOBIAS 1999, DÜRR et al. 1999, KNEITZ 1999 sowie TOBIAS & ROMANOWSKY 1999).

Setzt man zudem als weiteres Kriterium die Bedeutung mehrjähriger Studien voraus (vgl. CONNELL & SOUSA 1983, BLAB 1986, WARBURG 1994, JEHLE 1997, KUHN 1998) und bezieht sich auf die vorliegende Art der Knoblauchkröte *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768), so verringert sich die Zahl an Untersuchungen vergleichbarer Fragestellungen noch einmal sehr deutlich. Nicht zuletzt wird der Mangel an Amphibienuntersuchungen in der Agrarlandschaft aus der sehr umfangreichen Bibliographie herpetologischer Studien von SCHLÜPMANN et al. (1995) deutlich, in der Ackerflächen bei der Zusammenstellung untersuchter Landhabitate nicht einmal auftauchen.

Vor dem Hintergrund der großen Bedeutung landwirtschaftlicher Nutzflächen, die mehr als die Hälfte der Fläche unserer heutigen stark anthropogen geprägten Kulturlandschaft ausmachen (UMWELTBUNDESAMT 1997), versucht die vorliegende Arbeit deshalb einen Bogen über die oben angesprochenen Einzeldisziplinen zu spannen und somit einen möglichst umfangreichen Gesamteinblick in die Populationsökologie von *Pelobates fuscus* zu geben, die bereits sehr früh als Charaktertier der Steppen und „Kulturfolger“ erkannt wurde (vgl. NEHRING 1890 sowie MOHR 1926, zit. bei NÖLLERT 1990). So gelten für diese synanthrope bis hemisynanthrope Art (OBST 1986) in Mitteleuropa heutzutage die „landwirtschaftlichen Kultursteppe“ als wichtigster Lebensraum (NÖLLERT 1990).

Um der Bemerkung von KNEITZ (1999) „Angesichts der weiten Verbreitung von Agrarflächen nicht nur in Deutschland erstaunt es um so mehr, daß es so gut wie keine populationsökologischen Langzeitstudien zur dort lebenden Amphibienfauna gibt“ ein Stück weit abzuhelpen, ist es das Ziel dieser Arbeit, den Zustand von zwei Teilen einer Gesamtpopulation zu beschreiben, welche die unterschiedlichen Landlebensräume eines konventionell bewirtschafteten Getreideackers und einer mehrjährigen Brache als Sommerhabitat nutzen.

Anhand der morphometrischen Parameter zum Zeitpunkt der Frühjahrswanderung lassen sich - insbesondere bei weiblichen Tieren - dabei Rückschlüsse auf die Ernährungssituation der Individuen ziehen. Durch die Gegenüberstellung sowohl der Laichaufenthalte, als auch der Wiederkehraten einzelner Individuen in verschiedenen Jahren sollen außerdem wertvolle Hinweise auf die „strukturelle Qualität“ der Agrarökosysteme im Hinblick auf die Entwicklung einer Population von *Pelobates fuscus* gezogen werden.

Daneben wird versucht, die mehrfach zur Diskussion herangezogenen Vermutungen potentieller Ursachen dieser Zustandsbeschreibungen in Experimenten zu bestätigen und Erklärungsmodelle für eine Reihe von Phänomenen zu geben, die zwar in der Literatur wiederholt angesprochen aber bisher kaum ausreichend diskutiert wurden. Darüber hinaus ist es das Ziel dieser Arbeit, die Bedeutung nicht nur der Strukturen eines Ökosystems auf die Dynamik von Amphibienpopulationen, sondern auch deren Bedeutung für das Agrarökosystem darzustellen.

So wird zum einen die Dynamik einer Knoblauchkrötenpopulation über vier Untersuchungsjahre beschrieben (Kapitel 3), zum anderen wird der Vergleich weiblicher Individuen aus den zwei unterschiedlichen Agrarlebensräumen angestellt. Dabei soll in Kapitel 4 zunächst die morphometrische Entwicklung, also der Aspekt der körperlichen „Fitness“ der Amphibien im Verlauf des Untersuchungszeitraumes analysiert werden, bevor in Anlehnung an die vielbeachtete Studie zur Lebensgeschichte von Erdkröten von KUHN (1994a; 1997) ein weiterer Schwerpunkt auf das Wanderungsverhalten und die Wiederkehrate der Weibchen von *Pelobates fuscus* gelegt wird.

Die Reihenfolge der einzelnen Kapitel spiegelt dabei den gesamten „Kreislauf“ der Krötenentwicklung wider, der erst durch die individuelle Ansprache der einzelnen Individuen sichtbar wird. Kapitel 5 widmet sich dem Vergleich der Weibchen beider Standorte vor bzw. nach der Laichzeit innerhalb eines Jahres. Die Dynamik zweier oder mehrerer aufeinanderfolgender Anwanderungen zum Gewässer wird in Kapitel 6 analysiert, während Kapitel 7 mit der Beschreibung von Rück- und folgenden Wiederanwanderungen die Lücke zwischen den beiden vorangestellten Kapiteln schließt.

Die hierbei bereits vielfach diskutierten Vermutungen für potentielle Ursachen der vorliegenden Differenzen von Acker- und Bracheindividuen werden in Labor- und Freilandversuchen analysiert. Dabei umfaßt Kapitel 8 den Einfluß der Oberflächenstruktur auf das Eingrabeverhalten von *Pelobates fuscus*, während Kapitel 9 den Einfluß der Vegetationsstruktur auf den Beutefangerfolg simuliert.

In Kapitel 10 werden diese Ergebnisse anhand einer Bestandsaufnahme und Bewertung der potentiell verfügbaren Beutetiere unter Freilandbedingungen erörtert, woraufhin Kapitel 11 mit einer Bewertung der vorliegenden Studie sowie einem Ausblick auf die weitere Entwicklung der Population den Abschluß der Arbeit bildet.

Die vorliegende Untersuchung wurde gleichzeitig als populationsökologisches Gutachten im Rahmen des Amphibien- und Kleingewässerschutzkonzeptes (HOPPE-DOMINIK 1994) für das Umweltamt der Stadt Braunschweig angefertigt, um wissenschaftlich fundierte Empfehlungen für künftige Artenschutzmaßnahmen in dem Untersuchungsgebiet geben zu können.

2. Untersuchungsgebiet und -zeitraum

2.1 Geologie und Lage des Untersuchungsgebietes

Das am östlichen Stadtrand von Braunschweig gelegene Untersuchungsgebiet befindet sich im Übergang des Ostbraunschweigischen Hügellandes in das Ostbraunschweigische Flachland, großräumlich somit im Übergang der stärker kontinental geprägten Braunschweiger Börde in das Weser-Aller-Flachland. Das Untersuchungsgewässer Schapenteich liegt in einer Höhe von 80 m über NN. In dieser Region bestehen die höher gelegenen Flächen aus diluvialen Sanden und Kiesen. Die Flußauen werden von quartären Ablagerungen der Niederterrassen dominiert. Nach Süden und Osten nehmen Mergel-, Kalk- und Tonsteine aus Kreide oder Jura zu (HUNDERTMARK 1965). Im Untersuchungsgebiet herrschen schwach bis mäßig podsolierte Sandböden vor, die zum Teichgebiet Riddagshausen zunehmend vergleht oder anmoorig werden.

Das Untersuchungsgebiet umfaßt das 1962 ausgewiesene 12 ha große Landschaftsschutzgebiet „Schapenteich“, dessen Kern von einer etwa 1.200 m² großen offenen Wasserfläche mit einem knapp 2 ha großen umgebenden Sumpfgürtel gebildet wird. Das LSG grenzt im Süden an das Naturschutzgebiet „Riddagshäuser Teiche“ und wird im Norden von der „Hordorfer Straße“ zwischen den Braunschweiger Ortsteilen Volkmarode und Schapen begrenzt.

2.2 Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Nördlich und östlich des Gewässers grenzen Ackerflächen direkt an den Sumpfgürtel des Schapenteiches. In Richtung Osten schließt sich in etwa 80 m Entfernung der Ortsteil Schapen an. Die Grundstücke sind locker bebaut und besitzen weitläufige Gärten mit teilweise altem Baumbestand. Im Westen und Süden wird die Teichfläche durch einen baumbestandenen Wall begrenzt, an den sich brachliegende Ackerflächen anschließen. Die etwa 200-300 jährigen Eichen deuten darauf hin, daß der Schapenteich, ähnlich den Teichen im angrenzenden Naturschutzgebiet, von den Mönchen des Riddagshäuser Zisterzienserklosters zur Fischeaufzucht angelegt wurde.

Die Drainagen der nördlich gelegenen Ackerflächen bilden mit einem Graben von etwa 1 m Breite den einzigen Zulauf des Schapenteiches. Der Ablauf wird durch einen Mönch in der südwestlichen Teichecke reguliert und leitet nach Süden in das Teichgebiet Riddagshausen ab. Nordwestlich des Teiches befindet sich in 100 m Entfernung ein etwa 1 ha großer, von Eichen und Eschen dominierter Baumbestand. Im östlichen Randbereich und an der Straße ist ein ausgeprägter Waldrand mit angrenzendem Pioniergebüsch vorhanden. Da dieses Gebiet keiner forstlichen Nutzung unterliegt und aufgrund fehlender Wege auch keine Freizeitnutzung stattfindet, bleibt es, abgesehen von Einwirkungen des Straßenverkehrs und der angrenzenden Feldbewirtschaftung, weitestgehend sich selbst überlassen.

2.3 Charakterisierung der Agrarökosysteme „Acker“ und „Brache“

Wie sich schon zu Beginn der Untersuchung herausstellte, erfolgte die Anwanderung der Knoblauchkröten zum Schapenteich im Frühjahr im wesentlichen aus zwei unterschiedlichen Agrarökosystemen (TOBIAS 1997 b; d). Zum einen geschah dieses von der nördlich der Hordorfer Straße gelegenen intensiv landwirtschaftlich genutzten Ackerfläche, zum anderen von den brachliegenden Flächen westlich des Schapenteiches (Abb. 2.3.1).

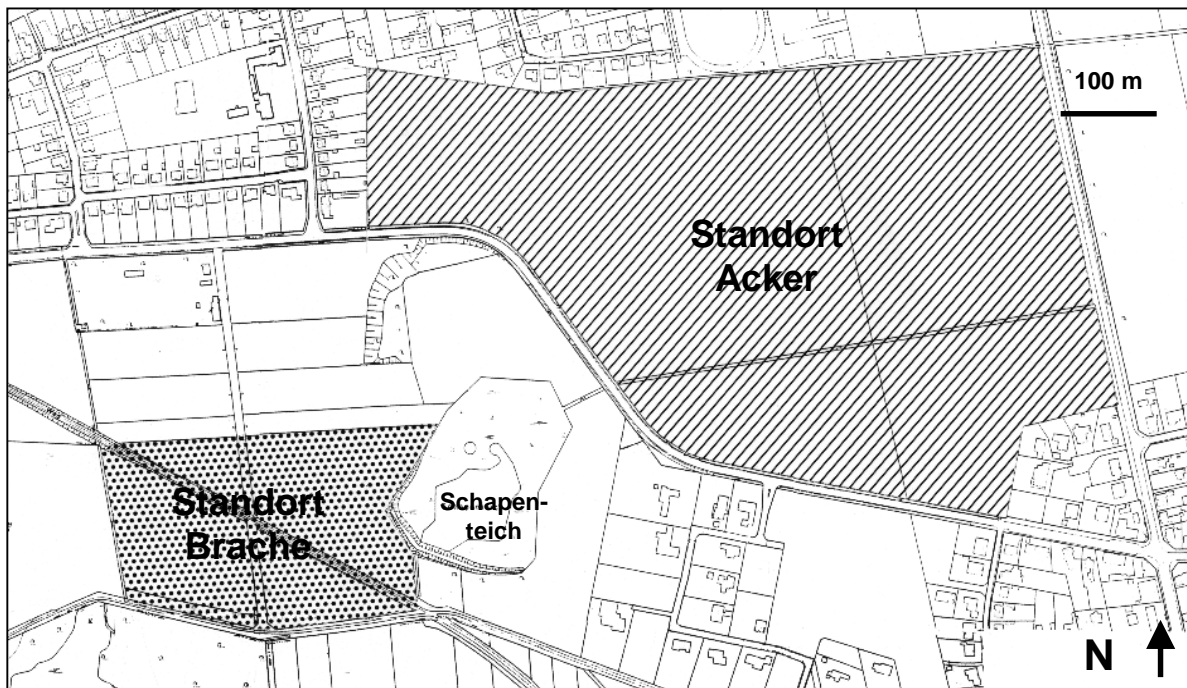


Abb. 2.3.1: Abgrenzung der zwei unterschiedlichen Agrarökosysteme „Acker“ und „Brache“

Die Abgrenzung dieser beiden Flächen wurde in Abstimmung mit Literaturangaben zu Wanderungsentfernungen und Aktionsradien der Knoblauchkröte vorgenommen. Nach verschiedenen Autoren können die Wanderungsentfernungen zwischen Winterquartier und Laichplatz zwischen 200 m und 1200 m Entfernung betragen (vgl. BLAB 1986, NÖLLERT 1990, STÖCKLEIN 1980 u.a.). Durch die 1996 zusätzlich gestellten Zäune (Abb. 2.4.1) konnte sichergestellt werden, daß die Tiere im Sommer nicht über die Ackerfläche in die Ortschaft Volkmarode wanderten, sondern die Ackerfläche als Landlebensraum nutzten.

In Tab. 2.3.1 ist die Nutzung der beiden Standorte innerhalb der letzten sieben Jahre aufgeführt. Dieser Zeitraum wurde aus zwei Gründen gewählt. Zum einen existiert die Brachefläche erst seit dem Herbst 1993 und wurde zuvor in konventionellem Landbau genutzt. Zum anderen wird für die Knoblauchkröte ein „turn-over“, also die Zeit, in welcher statistisch ein Austausch der Gesamtpopulation durch nachwachsende Tiere stattfindet, mit vier bis sechs Jahren angegeben. Unter Freilandbedingungen wird ein Gesamtalter von fünf bis sieben Jahren erreicht (NÖLLERT 1990).

Während 1996 fast alle direkt an den Schapenteich angrenzenden Flächen brachlagen, wurden in den folgenden Jahren nur die westlichen Bereiche weiter als Brache geführt. Die dortige Vegetation wird überwiegend von Gräsern (*Agrostis stolonifera*, *Bromus sterilis*, *Arrhenatherum elatius*, *Holcus lanatus*) dominiert. Als auffällige krautige Pflanzen treten Klee (*Trifolium pratense*) und Kratzdisteln (*Cirsium arvense*) in den Vordergrund. Eine vollständige Aufnahme des Deckungsgrads der Untersuchungsfläche nach BRAUN-BLANQUET (1964) befindet sich im Anhang (Kap. 14.1). Die Brache wurde seit 1995 nicht mehr umgebrochen, sondern lediglich einmal pro Jahr nach der Distelblüte im August gemäht.

Tab. 2.3.1 : Landwirtschaftliche Nutzung der beiden Untersuchungsflächen von 1993 bis 1999

	Acker	Brache
1993	Roggen	Zuckerrüben
1994	Roggen	Brache
1995	Zuckerrüben	Brache
1996	Öllein / Sommerweizen	Brache
1997	Wintergerste	Brache
1998	Roggen	Brache
1999	Roggen	Brache

Die östlich und nördlich an den Schapenteich angrenzenden Schläge sowie die nördlich der Hordorfer Straße gelegenen Ackerflächen wurden über den gesamten Zeitraum fast durchgängig im intensiven Getreidefeldbau genutzt (Tab. 2.3.1). Folgende Bewirtschaftungsmaßnahmen wurden dabei auf der Ackerfläche durchgeführt:

- Getreide - 3 Düngegaben (Ammonium-Nitrat-Harnstoff-Lösung) sowie 2-3 Pflanzenschutzmittelgaben zwischen März und Juni, Ernte im Juli/August, 2 Stoppelbearbeitungen (Grubber, Scheibenegge), Pflügen im September, 1 Herbizidbehandlung im Oktober
- Zuckerrüben - Drillen im März, 2-3 Dünge- sowie 3-4 PSM-Gaben zwischen März und September, Rodung im November
- Öllein - Drillen im März/April, 2 Dünge- sowie 2 PSM-Gaben zwischen Mai und September

2.4 Lage der Fangzäune

Die Lage der Fangzäune ist der folgenden Abbildung 2.4.1 zu entnehmen. Während 1996 zur Eingrenzung der Landlebensräume fast 1,7 km Fangzäune aufgestellt waren, wurden diese in den Folgejahren aufgrund der zu vertiefenden Fragestellungen nur noch entlang der Landhabitate Acker und Brache gezogen. Dabei wurde bei der Hinwanderung der Standort Acker nördlich der Straße auf einer Länge von gut 400 m mit 42 Eimern, der Standort Brache auf einer Länge von etwa 120 m mit 12 Eimern bestückt.

Für die Rückwanderung wurden an diesem Standort weitere 12 Eimer auf der gegenüberliegenden Seite des Zaunes eingegraben. Für den Ackerlebensraum wurde auf der Südseite der Straße ein Zaun von etwa 260 m Länge mit 25 Eimern gezogen. Im zweiten Untersuchungsjahr wurde vorübergehend ein weiterer Zaun entlang der nördlichen Grenze der Brachefläche aufgestellt, um sicherzustellen, daß die Brachetiere nicht „nachträglich“ von der Brache in Richtung Acker abwanderten.

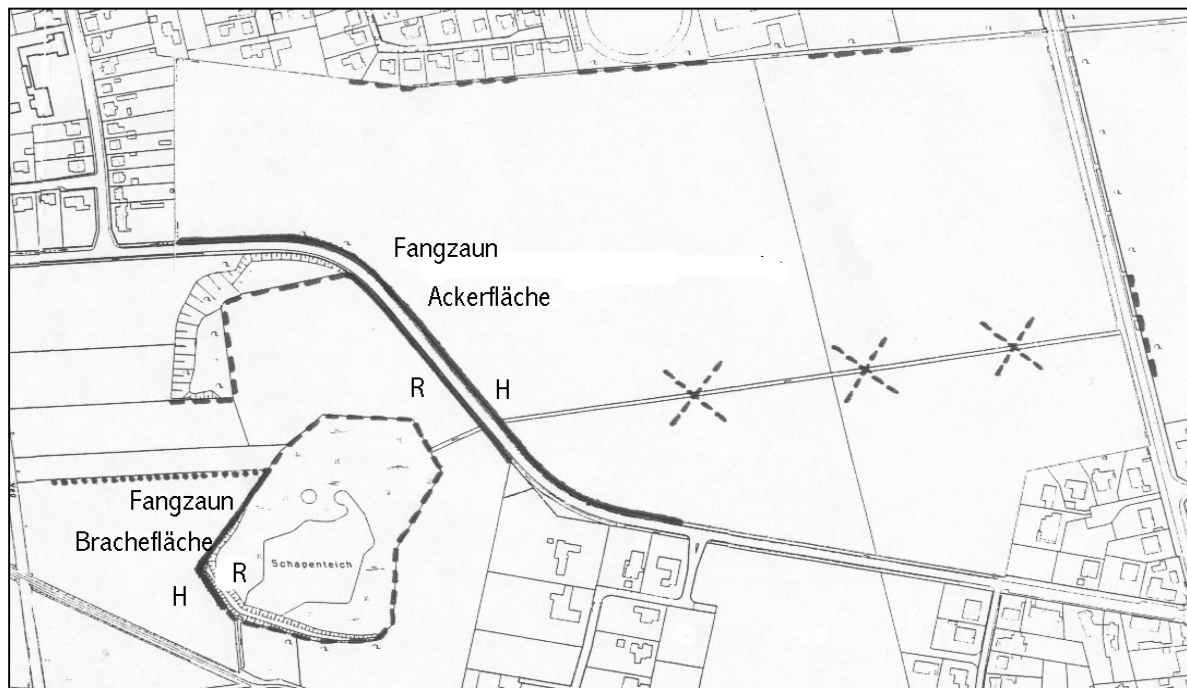


Abb. 2.4.1: Lage der Fangzäune (H = Hinwanderung zum Schapenteich (Laichwanderung), R = Rückwanderung in den Sommerlebensraum, gestrichelte Linie: zusätzliche Fangzäune 1996, gepunktete Linie: zusätzlicher Fangzaun 1997)

2.5 Fauna des Umlandes (ohne Herpetofauna)

Im Auftrag der Stadt Braunschweig wurde 1994 ein Gutachten über die Fischfauna des Schapenteiches angefertigt (BRUNKEN 1995). Diese bestand zum damaligen Zeitpunkt nur aus der Karausche (*Carassius carassius*). Nach eigenen Beobachtungen 1996 konnten darüber hinaus Moderlieschen (*Leucaspis delineatus*) festgestellt werden. Es darf vermutet werden, daß das Trockenfallen des Teiches im Sommer 1997 den gesamten Fischbestand vorübergehend ausgelöscht hat.

Im Schilfgürtel des Schapenteiches kommt eine Anzahl an Brutvogelarten vor, darunter Rohrweihe (*Circus aeruginosus*), Teichrohrsänger (*Acrocephalus scirpaceus*) und Rohrammer (*Emberiza schoeniclus*). Daneben wird die Teichfläche als Nahrungsbiotop von Graugänsen (*Anser anser*), Stockenten (*Anas platyrhynchos*) sowie gelegentlich Schwänen (*Cygnus olor*) und Graureihern (*Ardea cinerea*) genutzt. Außerhalb des Teiches wurden wiederholt Saatkrähen (*Corvus frugilegus*) beobachtet, welche die Zäune absuchten. Im Laufe der Untersuchung wurden zahlreiche von den Krähen aufgehackte Amphibien gefunden.

Innerhalb des Waldstücks sowie des Schilfgürtels befinden sich Unterstände von Rehen (*Capreolus capreolus*), Schwarzwild (*Sus scrofa*) und Füchsen (*Vulpes vulpes*). Zu den Vertretern der in den Eimerfallen nachgewiesenen Kleinsäugern gehören Wald-Spitzmäuse (*Sorex araneus*), Maulwürfe (*Talpa europaea*) sowie verschiedene Mausarten. Im ersten Untersuchungsjahr konnte am Abfluß des Schapenteiches zudem ein Bisam (*Ondatra zibethicus*) beobachtet werden.

2.6 Herpetofauna des Schapenteiches

Pelobates fuscus kommt am Untersuchungsgewässer vergesellschaftet mit sechs weiteren Amphibienarten vor (Tab. 2.6.1), was, insbesondere angesichts des großen Bestands an Moor- und Grasfröschen, den Schapenteich für das Braunschweiger Umland als bedeutenden Fortpflanzungsbiotop von Amphibien kennzeichnet (vgl. TOBIAS 1997c; d).

Tab. 2.6.1: Populationsgrößen der am Schapenteich mit der Knoblauchkröte vergesellschafteten Amphibienarten (TOBIAS 1997c, verändert), die Grünfrösche sind zum Teichfrosch-Komplex zusammengefaßt

Art	adult	subadult	gesamt
Moorfrosch (<i>Rana arvalis</i>)	1.663	253	1.916
Grasfrosch (<i>Rana temporaria</i>)	1.009	149	1.158
Teichfrosch-Komplex (<i>Rana</i> kl. <i>esculenta</i> -Kompl.)	76	51	127
Erdkröte (<i>Bufo bufo</i>)	593	90	683
Kammolch (<i>Triturus cristatus</i>)	58	-	58
Teichmolch (<i>Triturus vulgaris</i>)	138	-	138
gesamt	3.537	543	4.080

An Reptilien konnte im Untersuchungsgebiet lediglich die Wald-Eidechse (*Lacerta vivipara*) in wenigen Exemplaren beobachtet werden.

2.7 Untersuchungszeitraum

Um außer *Pelobates fuscus* auch die oben genannten Amphibienarten zu erfassen, wurde mit den Kontrollen direkt nach Ende der Frostperiode begonnen, da Erdkröten (*Bufo bufo*), Grasfrösche (*Rana temporaria*) und Moorfrösche (*Rana arvalis*) als Frühwanderer gelten. Da somit bereits weit vor dem Beginn der Laichwanderung von *Pelobates fuscus* mit der Kontrolle der Anlagen begonnen wurde (Tab. 2.7.1), kann als gesichert gelten, daß auch frühzeitig wandernde Knoblauchkröten erfaßt wurden. Für diese wird der Beginn der Frühjahrswanderung bzw. das erste Auftreten am Gewässer von diversen Autoren zwischen Anfang März bis Ende April beschrieben (JUSZCZYK 1974 sowie KOWALEWSKI 1974, zit. bei NÖLLERT 1990, STÖCKLEIN 1980, HILDENHAGEN et al. 1981 u.a.).

Zeitliche Differenzen im Beginn der Wanderaktivität können nach den oben genannten Untersuchungen mit unterschiedlichen Erfassungsmethode, jährlich wechselnden Klimaeinflüssen und großklimatischen Zusammenhängen in den einzelnen Untersuchungsgebieten zusammenhängen. Beendet wurden die Freilanderhebungen erst nachdem über mindestens eine Woche bei für Amphibienaktivitäten ausreichenden Witterungsbedingungen (erhöhte Luftfeuchtigkeit, nächtliche Tiefsttemperatur von mindestens 6°C) keinerlei Individuen mehr an den Rückwanderungszäunen gefunden werden konnten (Tab. 2.7.1).

Tab. 2.7.1: Zeitraum der Freilanderhebungen der Frühjahrswanderungen von 1996 bis 1999

	1996	1997	1998	1999
Beginn der Freilanderhebung	24. März	20. Februar	21. Februar	09. März
Ende der Freilanderhebung	15. September	20. Mai	24. Mai	17. Mai

3. Dynamik und Geschlechterstruktur

3.1 Einleitung

Auch in der Herpetologie ist mittlerweile unbestritten, daß es für populations-ökologische Fragestellungen unabdingbar ist, mehrjährige Studien anzustellen, um die teils sehr erhebliche (natürliche) Schwankungsbreite von Populationsgrößen erfassen zu können (vgl. CONNELL & SOUSA 1983, PECHMANN et al. 1991, HENLE 1996, JEHLE 1997 u.a.). Über *Pelobates fuscus*, die im Vergleich mit den Vertretern der Gattungen *Rana* oder *Bufo* ohnehin nur spärlich untersucht wurde, liegen in der Literatur indes nur wenige, meist ein- oder zweijährige Studien vor (vgl. HILDENHAGEN 1986). Auszunehmen sind hier die jeweils vierjährigen, in den Publikationen allerdings recht kurz gehaltenen Beobachtungen von SACHER (1987) und KÖNIG & DIEMER (1992) sowie eine langjährige Studie der Universität Wien (vgl. ENDEL 1989, WIENER 1997b, KOGOJ 1998). Diesen mittlerweile zehnjährigen Untersuchungen einer konkreten Population auf der Wiener Donauinsel, die in jedem Jahr als neue Diplomarbeit weitergeführt werden, liegen allerdings - nicht zuletzt aufgrund des stark unterschiedlichen Lebensraumes - weitgehend andere Schwerpunkte wie Phänologie und Populationsstruktur zugrunde.

Die im Rahmen dieser Arbeit vertieften Fragestellungen hinsichtlich des Einflusses des Landlebensraumes auf verschiedene Teile einer Laichgewässerpopulation, wurden bisher noch an keiner Stelle behandelt. Wenn in der vorliegenden Arbeit an einigen Stellen von „Teilpopulationen“ die Rede ist, so bezieht sich dieses nicht auf den Populationsbegriff im genetischen Sinne. Vielmehr sind damit die beiden „Teile einer Population“, nämlich derjenigen Amphibiengesellschaft gemeint, die zwar den Schapenteich als gemeinsames Laichgewässer, jedoch unterschiedliche Agrarökosysteme als Sommerlebensraum nutzen.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Erfassung des Amphibienbestandes

Fanganlagen

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung kamen zwei verschiedene Typen von Amphibienfanganlagen zum Einsatz. Mit Ausnahme der Anwanderungsseite der Hordorfer Straße (Standort Acker) in den Jahren 1998 und 1999 wurden an allen Standorten handelsübliche Polyethylen-Maschenzäune verwendet.

Der Zaun bestand aus einem 50 cm hohen Polyethylengeflecht mit einer Maschenweite von 4 mm, das mindestens 5 cm tief in den Boden eingegraben wurde, um ein Untergraben der Amphibien zu verhindern. Befestigt wurde der Zaun, abhängig von der Beschaffenheit des Untergrundes und der Vegetation, nach jeweils ein bis zwei Metern mit Rundeisen, die 20 cm tief im Boden verankert wurden. So konnte der Zaun leicht gegen die jeweilige Anwanderungsrichtung gebogen werden.

In einem Abstand von 10 Metern wurden handelsübliche 10 l Eimer ebenerdig eingegraben. Diese wurden, außer an der Straße, beidseitig gesetzt und fortlaufend nummeriert. Ähnlich den Anmerkungen von MÜHLSCHLEGEL & VENCES (1997) zur Reduzierung der Kleinsäugermortalität in Amphibienfallen wurde jeder Eimer mit einem Holzstock (zum Herausklettern für Mäuse und Spitzmäuse) und etwas Laub oder Erde versehen. Der Gefäßboden wurde mit einem 2,5 mm Bohrer perforiert, um einen Rückstau des Wassers bei starken Regenfällen zu verhindern. Bei größeren Löchern bestünde die Gefahr, daß juvenile Anuren oder Molche hindurchschlüpfen oder sich dabei strangulieren.

Am Standort Acker wurde – nach Auswertung der Daten der ersten beiden Jahre - eine Doppelleitplanke als permanente Absperrung an der Straßenböschung installiert. Diese wurde im Winter 1997 eingebaut und ersetzt im Bereich der stärksten Wanderbewegungen seit der Frühjahrswanderung 1998 auf knapp 300 m den ursprünglichen Zaun. Während der vorherige Zaun auf der Ackerseite gezogen wurde, liegt die Planke am oberen Rand der straßenseitigen Graben-böschung. Die Eimer werden dabei in einem speziellen Ring „in die Böschung eingehängt“ und die steile Böschung bei Bedarf mit Erdaufschüttungen abgeflacht.

Kontrolle

Die Fangeimer wurden jeweils morgens geleert und die gefangenen Tiere der vergangenen Nacht zugerechnet. Die neben den Knoblauchkröten gefangenen Amphibien wurden nach Art und – bei *Bufo bufo* sowie den Schwanzlurchen – nach Geschlecht angesprochen. Aufgrund der großen Zahl an Vertretern der Gattung *Rana*, insbesondere von Moor- (*Rana arvalis*) und Grasfröschen (*R. temporaria*) wurden diese nicht nach Geschlechtern unterschieden. Besonderes Augenmerk wurde 1998 und 1999 außerdem auf die Einwanderung subadulter Individuen der beiden letztgenannten Arten gelegt (vgl. TOBIAS 1998).

Die Tiere wurden direkt hinter dem Zaun bzw. auf der anderen Straßenseite, in Richtung des Laichgewässers (Hinwanderung) bzw. des Landlebensraumes (Abwanderung) wieder ausgesetzt. Als Schutz gegen große Kälte und vor Freßfeinden wurden die Amphibien bei Bedarf leicht mit Gras oder Erde abgedeckt. Zusätzlich zu den täglichen Kontrollen wurden sporadisch nächtliche Kontrollgänge an der Straße sowie während der Laich- und Wachstumszeit der Larven Gewässerbegehungen des Schapenteiches durchgeführt.

3.2.2 Geschlechtsunterschiede

Die Unterscheidung der männlichen und weiblichen Knoblauchkröten wurden nach dem Merkmal der stark ausgebildeten Oberarmdrüse der Männchen vorgenommen (vgl. NÖLLERT 1990). War diese nur wenig angeschwollen, so konnte zusätzlich die Körnelung auf der Handoberfläche der männlichen Tiere zur Bestimmung herangezogen werden. In den meisten Fällen war bei der vorliegenden Spezies allerdings schon aufgrund des Habitus eine zweifelsfreie Einteilung möglich. Die Weibchen besitzen recht dünne Arme, sind insbesondere auf der Frühjahrswanderung massiger als die Männchen und weisen allgemein eine hellere Grundfärbung mit kontrastreichen Rückenmustern auf.

Als Subadulte wurden Individuen eingestuft die aufgrund nicht erkennbarer Geschlechtsmerkmale weder als Männchen noch als Weibchen eingeordnet werden konnten. Juvenile (frisch metamorphosierte) Knoblauchkröten wurden nur auf der Abwanderung in den Lebensraum 1996 gefunden und spielten im Laufe der weiteren Untersuchung keine Rolle.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Absolute Zahlen und Geschlechterstruktur

Die in Abb. 3.3.1a dargestellten Zahlen der in den einzelnen Untersuchungsjahren am Standort Acker angewanderten Knoblauchkröten zeigen deutlich die allmähliche Verschiebung der Geschlechterstruktur. Während 1996 ein Verhältnis von 2,1 : 1 für die Männchen vorlag, sank dieser Überhang 1997 auf 1,1 : 1 und kehrte sich in den beiden Folgejahren mit 0,5 : 1 bzw. 0,6 : 1 zugunsten der weiblichen Tiere um. Den Prozentzahlen in den Graphiken ist zu entnehmen, daß im ersten Untersuchungsjahr mehr als zwei Drittel, im zweiten Jahr nur gut die Hälfte und in den beiden letzten Jahren nur mehr gut ein Drittel der am Standort Acker registrierten Knoblauchkröten männliche Tiere waren.

Die in Abb. 3.3.1b für die Brache dargestellten Geschlechterverhältnisse zeigen deutlich andere Werte als für den zuvor beschriebenen Standort Acker. Auf der Brache war in allen vier Untersuchungsjahren ein Überhang an männlichen Tieren zu verzeichnen, der allerdings von 1996 bis 1999 stetig absank. So lag das Verhältnis 1996 bei 5,2 : 1; 1997 bei 2,8 : 1; im dritten Jahr bei 1,9 : 1 und erreichte die größte Annäherung zwischen den Anwanderzahlen beider Geschlechter 1999 mit 1,7 : 1. Die weiblichen Tiere konnten somit maximal einen Anteil von etwas mehr als einem Drittel der Gesamtzahl erlangen.

Im Vergleich beider Standorte zeigt sich für das Geschlechterverhältnis dabei ein 2,4-fach bis 3,6-fach (Ø 2,8-fach) höherer Wert des Überschusses an Männchen für den Standort Brache.

Für die folgenden Abbildungen 3.3.1a und b wird die Größe der Kreise, welche die Gesamtzahl der angewanderten Tiere zwischen Acker und Brache repräsentiert, maßstabsgerecht zueinander dargestellt.

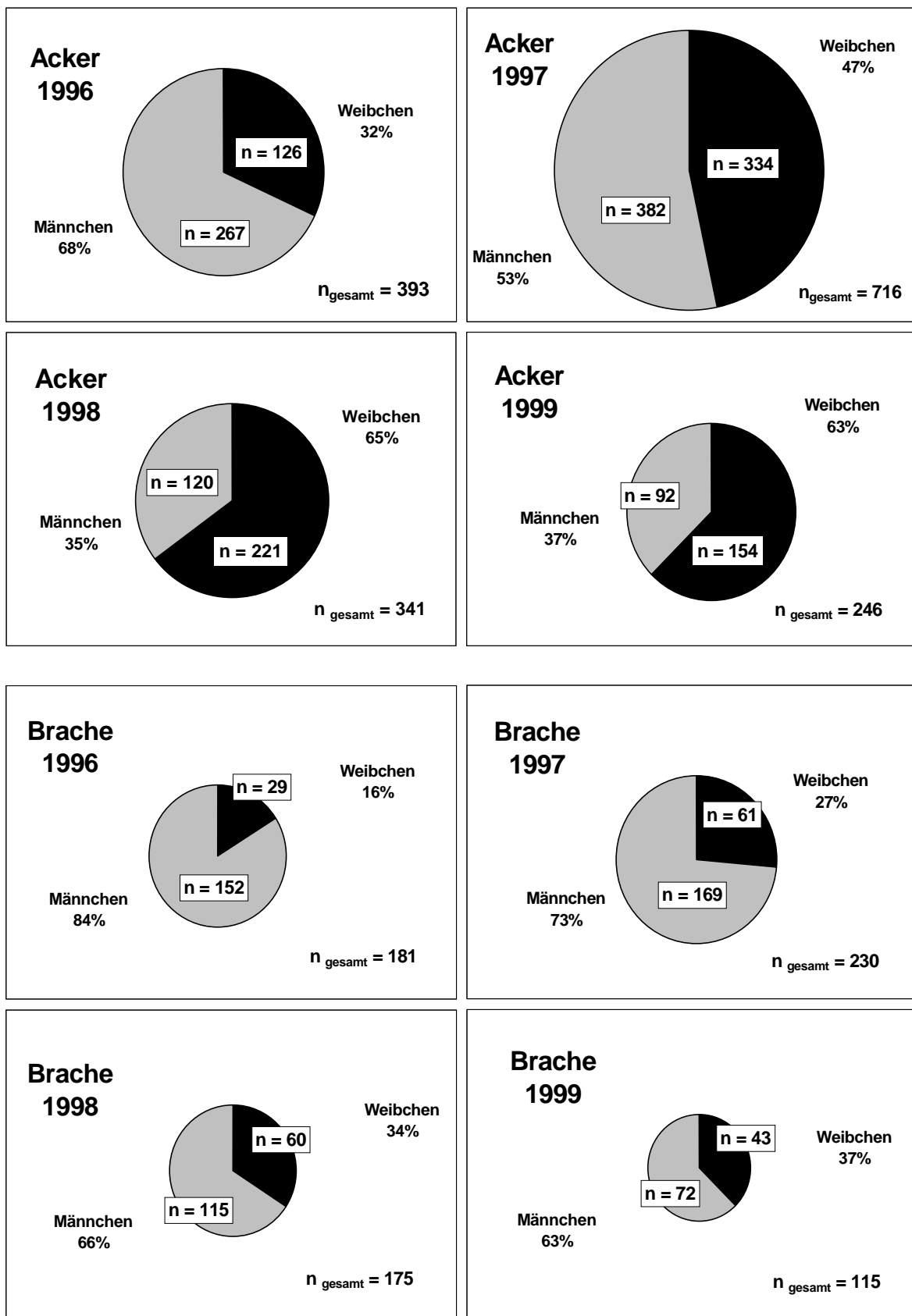


Abb. 3.3.1a: Anzahl und Geschlechterverhältnis der von 1996 bis 1999 am Standort Acker registrierten Knoblauchkröten, die Größe der Kreisflächen entspricht maßstabs-gerecht den Individuenzahlen

Abb. 3.3.1b: Standort Brache

3.3.2 Dynamik

Zum Vergleich der beiden Standorte werden im folgenden die weiblichen und männlichen Exemplare von Acker und Brache getrennt miteinander verglichen.

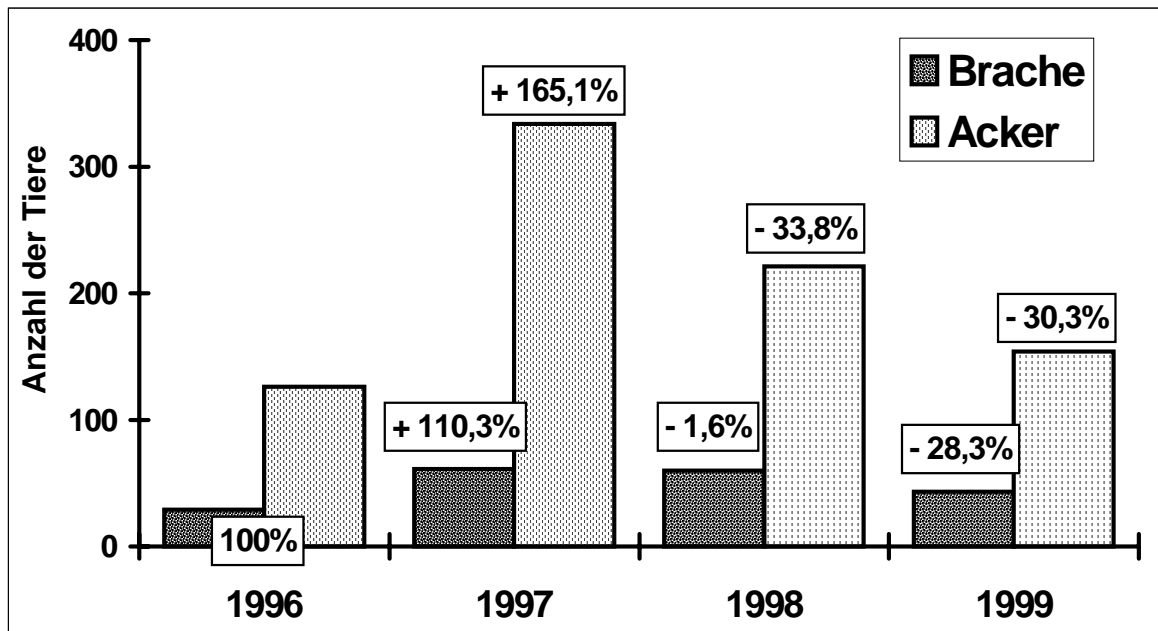


Abb. 3.3.3: Dynamik der Weibchen beider Standorte im Vergleich zum jeweiligen Vorjahr (1996 entspricht 100 %)

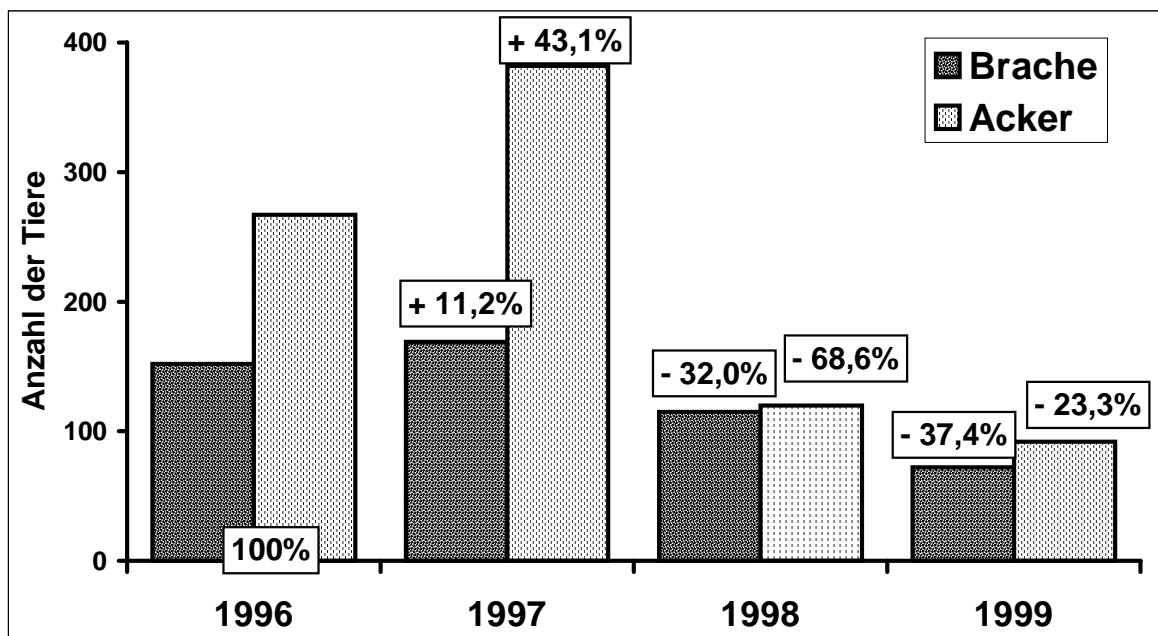


Abb. 3.3.4: Dynamik der Männchen beider Standorte im Vergleich zum jeweiligen Vorjahr (1996 entspricht 100 %)

Der Vergleich der Veränderungen in den Anwanderzahlen der weiblichen Knoblauchkröten in Abb. 3.3.3 zeigt, daß auf beiden Standorten von 1996 auf 1997 eine sehr große Zunahme erfolgte, wobei der Anstieg auf der Ackerfläche noch deutlicher ausfiel als auf der Brache. Im Folgejahr sank die Zahl der Ackertiere um gut ein Drittel, während auf der Brache nur eine minimale Differenz zu beobachten war. Vom dritten auf das vierte Untersuchungsjahr nahm die Zahl der angewanderten Tiere auf beiden Standorten in ähnlichem Maße ab.

Die Gegenüberstellung der männlichen Knoblauchkröten in Abb. 3.3.4 belegt, daß zwar auf beiden Standorten gleichzeitig entweder eine Zunahme oder eine Abnahme der Gesamtzahl zu verzeichnen war, sich die Höhe dieser Differenzen aber recht deutlich unterschied. Dabei zeigte der Standort Acker insgesamt stärkere Schwankungen als der Standort Brache, wie insbesondere der starke Anstieg von 1996 auf 1997 sowie das folgende Absinken belegen.

3.3.3 Subadulte und juvenile Knoblauchkröten

Im ersten Jahr der Untersuchung 1996 wurden insgesamt 7 subadulte Exemplare von *Pelobates fuscus* gefangen. In den darauffolgenden Jahren konnten weder auf der Frühjahrswanderung noch der Abwanderung vom Teich einjährige Individuen gefunden werden (vgl. TOBIAS 1998). Erst 1999 wanderten weitere Subadulte zum Gewässer bzw. wurden im Landlebensraum registriert (vgl. ROMANOWSKY 2000, PAPENDIECK 2000). Eine eingehende Betrachtung dieser Individuen erübrigt sich aufgrund des geringen Stichprobenumfangs an dieser Stelle. Juvenile Knoblauchkröten, die nach ihrer Metamorphose aus dem Teich abwanderten, konnten nur während der bis Anfang Herbst dauernden Datenerfassung 1996 gefunden werden. Die Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen dieser insgesamt 12 Individuen wurden in der Diplomarbeit dargestellt und diskutiert (TOBIAS 1997d).

3.4 Diskussion

3.4.1 Methodenkritik

Fanganlagen

Bei der Bewertung der Fanganlagen ergeben sich für die Verwendung der üblichen Zäune die bekannten anlagenspezifischen Vor- bzw. Nachteile (vgl. PODLOUCKY 1990, VEITH et. al 1995, KYEK 1995, WOLF & IGELMANN 1995, MÜHLSCHLEGEL & VENCES 1997, JEHL et al. 1997 u.a.). Die am Acker 1996 und 1997 sowie am Standort Brache durchgängig eingesetzten Polyethylenzäune erwiesen sich im Rahmen dieser Untersuchung als gut geeignet. Da die Zäune in einem Winkel von ca. 40° gegen die Einwanderung gebogen wurden (vgl. WOLF & IGELMANN 1995) und Knoblauchkröten zudem nicht zu den sprung- bzw. kletteraktiven Anuren gezählt werden, kann ein Überwinden der Fanganlage weitgehend ausgeschlossen werden, zumal die auf der nächtlichen Frühjahrswanderung relativ niedrigen Temperaturen noch keine optimale Muskelaktivität der wechselwarmen Amphibien zulassen.

Die im Winter 1997/1998 an der die Ackerfläche begrenzenden Straße auf etwa 300 m fest installierte Leitplanke hat den Vorteil, daß nicht in jedem Frühjahr erneut der Zaun gezogen werden muß, das Personal des Grünflächenamtes somit entlastet wird. Außerdem wurde die Leitplanke direkt unterhalb der Fahrbahn an die Böschungskante gesetzt, wodurch eine Störung der Ackerbewirtschaftung, wie sie in den ersten beiden Jahren bestanden hatte, künftig vermieden wird.

Schwierigkeiten verursachte 1998 lediglich der zuvor sehr steil ausgehobene Graben, der von den anwandernden Amphibien nur schwer zu erklimmen war. Durch die in speziellen Haltevorrichtungen eingehängten Eimer sowie die angeschütteten „Rampen“ konnte die Effizienz der permanenten Leitplanke deutlich gesteigert werden, so daß die Doppelleitplanke aus Sicht des Amphibienschutzes eine wünschenswerte Alternative zu den herkömmlichen Fangzäunen darstellt. Bei mehrjährigen Untersuchungen läßt sich zudem in jedem Jahr exakt derselbe Platz für die gleich nummerierte Eimerfalle finden, was die Auswertung der räumlichen Abweichungen einzelner Individuen stark vereinfacht.

Kontrolle

Durch die morgendlichen Kontrollen konnten die Tiere auch die tagsüber ansteigenden Temperaturen und den damit zu beobachtenden Aktivitätsanstieg nicht zur Überwindung der Fanganlagen nutzen. Die morgendlichen Leerungen der Fangeimer in Verbindung mit gelegentlichen nächtlichen Kontrollgängen erwiesen sich bei der vorliegenden Population als ausreichend. Lediglich an Wandertagen mit extrem hohen Aktivitätszahlen und für die Bearbeitung sehr ungünstiger Witterung zog sich die „Bearbeitung“ der Tiere bis in den Nachmittag.

Geschlechtsunterschiede

Das Ansprechen von Männchen und Weibchen anhand des Merkmals der geschwollenen Oberarmdrüsen ist in der praktischen Feldarbeit absolut problemlos, so daß die Körnelung der Handoberfläche als weiteres Merkmal nur in Ausnahmefällen herangezogen werden mußte. Mit ein wenig Übung lassen sich die beiden Geschlechter schon anhand des jeweiligen Habitus ansprechen, wobei das kontrastreiche, meist heller strukturierte Rückenmuster der Weibchen die deutlichste Hilfe ist. Kriterien zur Unterscheidung adulter und subadulter Tiere, für die sich in der Literatur verschiedene Vorgaben finden (vgl. ENDEL 1989, GLANDT 1990, JAHN 1994 u.a.), mußten in der vorliegenden Studie aufgrund des weitgehenden Ausbleibens der Jungtiere kaum angewandt werden.

3.4.2 Ergebnisdiskussion

Populationsgröße

Die Individuenzahlen beider Agrarökosysteme belegen die enorme Gesamtgröße der Schapenteichpopulation, insbesondere da es sich bei den Anwanderungsrichtungen Acker und Brache nur um die wesentlichen Ausschnitte des gesamten Teichumfeldes handelt. Da die im Südosten anwandernden Amphibien nicht erfaßt wurden, dürfte die absolute Zahl an Knoblauchkröten noch etwas höher liegen.

Die Gesamtzahl der Brachekröten lag in jedem Jahr unterhalb der Zahl der Acker-tiere. Da der Brachezaun mit 120 m nur ein knappes Drittel der Länge der Fang-anlage am Standort Acker ausmachte, werden diese geringeren Fangzahlen nicht zwangsläufig lebensraumbedingt sein, sondern auch von der relativ kleineren Untersuchungsfläche abhängen. Durch den 1997 am nördlichen Rand der Brache-fläche gezogenen Zaun konnte nachgewiesen werden, daß die Tiere nicht aus der nördlich angrenzenden Ackerfläche auf die Brache einwanderten, sondern es sich um Tiere handelte, welche die Brachefläche als Landlebensraum nutzen. Da die Mehrzahl der Ackerindividuen auf etwa 200 m der insgesamt über 400 m langen Fanganlage registriert wurde, kann eine geringere „Populationsdichte“ auf der Ackerfläche im Gegensatz zur Brache weitgehend ausgeschlossen werden.

Wie für das erste Untersuchungsjahr dargestellt, gehört die vorliegende Population mit bis zu 1.000 adulten Individuen zu den größten in der Literatur beschriebenen Knoblauchkröten-Gemeinschaften (TOBIAS 1997c). Die Literaturangaben zur Popu-lationsgröße schwanken dabei - je nach dem, ob die juvenilen Individuen eines Jahres mit eingerechnet werden oder nicht – recht erheblich. Aus meiner Sicht ist ein „Mitrechnen“ der frisch metamorphosierten Jungtiere wenig sinnvoll, da die hohe Reproduktion in einem Jahr nicht auf den Zustand der gesamten Population schließen läßt (vgl. WIENER 1997a).

Die Populationsgröße von *Pelobates fuscus* liegt häufig zwischen 20 und 50 Tieren (vgl. STÖCKLEIN 1980, HILDENHAGEN 1986, NÖLLERT 1990), was als unteres Mittel-maß einer Population anzusehen ist. BAUMANN (1997) fand in verschiedenen Jahren zwischen 106 und 335 adulte Kröten, bei der von WIENER (1997a) beschriebenen Population schwankte die Zahl adulter Tiere zwischen 60 und 588 Individuen. KÖNIG (1989) fand zwischen 140 und 426, JAHN (1994) registrierte 137 adulte Exemplare. BUCK (1993) ermittelte annähernd 1.500 adulte Tiere, wobei sich jene Werte aufgrund unterschiedlicher Landlebensräume und Gewässer-strukturen nur eingeschränkt mit diesem Untersuchungsgebiet vergleichen lassen. Angaben von SCHESKE (1986) wonach Bestände von 20 bis 30 rufenden Individuen für Bayern als große Gemeinschaften einzustufen sind, dürften nur für Regionen mit suboptimaler Ausstattung der Laichgewässer oder Landlebensräume gelten.

Als eine mögliche Ursache für geringere Zahlen an Brachetieren kann der auf dieser Fläche im Gegensatz zur Ackerfläche erhöhte Prädationsdruck ange-nommen werden. So liegt die Brachefläche innerhalb der Aktionsradien von Raub-vögeln, Marderartigen oder Füchsen aus dem benachbarten Waldstück und dem Teichumfeld. Darüber hinaus kommen Rodentia als potentielle Prädatoren vor-nehmlich auf der Brache in Betracht.

Einflüsse der Lebensraumstruktur auf das Verhalten der Knoblauchkröten sollen in den kommenden Kapiteln noch mehrfach angesprochen werden. So dürfte es im Gegensatz zum Standort Acker weit häufiger dazu kommen, daß Brachekröten von Beutegreifern auch tagsüber entdeckt und gefressen werden, wenn sie nicht in den Boden eingegraben sind (vgl. Kap. 9). Inwiefern die Körpergröße Einfluß auf die prädationsbedingte Mortalität der Brachetiere hat, kann an dieser Stelle nicht bewertet werden. Einflüsse durch den Einsatz landwirtschaftlicher Maschinen, ins-besondere Fragen der Mahd auf der Brache sowie Ernte, Pflügen und Eggen auf der Ackerfläche, werden ausführlich in Kap. 7.4.2 behandelt.

Dynamik der Geschlechterstruktur

Die relative Zunahme des Anteils an weiblichen Tieren, die sich insbesondere für den Ackerhabitat sehr deutlich zeigt, spiegelt im Vergleich mit Literaturangaben zum Geschlechterverhältnis von *Pelobates fuscus* deutliche Unterschiede wider. So wird – wie allgemein für Amphibien - auch bei der Knoblauchkröte in fast allen Untersuchungen ein Überhang an männlichen Tieren beschrieben (vgl. HILDENHAGEN 1986, ANDREONE & PAVIGNANO 1988 für *P. fuscus insubricus*, ENDEL 1989, NÖLLERT 1990, BUCK 1993, JAHN 1994 u.a.). KÖNIG & DIEMER (1992) ermittelten ein maximales Verhältnis von 6 : 1 für die Männchen. In einer langjährigen Untersuchungen in Österreich wurden in einem Zeitraum von neun Jahren nur relativ geringe Schwankungen zwischen 2,3 : 1 bis 0,98 : 1 für die männlichen Individuen registriert (KOGOJ 1997). Als einzige verbreitete Literaturquelle, beschreibt KÖNIG (1989) stetige Verhältnisse zugunsten der Weibchen in Höhe von 1,9 : 1 bis 3,0 : 1.

Zur Beantwortung der Frage, weshalb die hier untersuchte Population einen solch hohen Weibchenanteil aufweist, läßt sich keine einzelne Ursache anführen. Ein Faktor könnte die in den letzten beiden Jahren an der Ackerfläche veränderte Fangmethodik sein, die möglicherweise die weiblichen Tiere hätte „selektieren“ können. Gegen diese Überlegung sprechen allerdings die Beobachtungen der Wirksamkeit der Anlage sowie die bei unveränderter Methodik am Standort Brache in ähnlicher Weise gestiegenen Zahlen an Weibchen.

Hinzu kommt die in den folgenden Kapiteln mehrfach diskutierte Dynamik der Altersstruktur der am Laichgeschäft teilnehmenden Weibchen. So ist es möglich, daß 1998 und 1999 aufgrund guter Witterungs- oder Ernährungsbedingungen eine besonders große Anzahl an weiblichen Kröten eine zum Ablaichen ausreichende körperliche Konstitution erlangt hatte und erneut zum Gewässer anwanderte. Die dargestellten Zuwachsraten von mehr als 150 % bei anschließenden „Verlustraten“ von einem Drittel liegen dabei im Bereich dessen, was ohne äußere (anthropogene) Einflüsse bei Amphibienpopulationen gefunden werden kann (vgl. JEHL 1997). Da sich diese Werte zwar in ihrer Höhe an beiden Standorten unterscheiden, aber in jedem Jahr die gleiche Tendenz eines Zuwachses bzw. einer Abnahme zu erkennen ist, dürfen allein natürliche Faktoren wie Witterung oder Altersstruktur als Ursache der Dynamik gelten.

3.5 Zusammenfassung

Die Methodik lehnte sich an die bereits in vielen Untersuchungen angewandte Verwendung von Fangzäunen bzw. Doppelleitplanken mit Eimerfallen an, die sich am betreffenden Standort als praktikabel und weitgehend zuverlässig erwies.

Am Standort Acker konnte in jedem der vier Untersuchungsjahre die zwei- bis dreifache Zahl an Individuen registriert werden, was neben der Länge der Fanganlage außerdem auf die Güte des Landlebensraumes des Agrarökosystems Acker zurückgeführt werden könnte.

Die Schapenteich-Population von *Pelobates fuscus* kann im Vergleich mit Angaben anderer Autoren als groß bis sehr groß eingestuft werden. Neben der Größe der Gesamtpopulation ist auch der hohe Anteil weiblicher Tiere bzw. die Verschiebung der Geschlechterverhältnisse zugunsten der Weibchen ungewöhnlich.

4. Dynamik der morphometrischen Parameter

4.1 Einleitung

In den folgenden Kapiteln 4 bis 7 sollen ausschließlich die weiblichen Individuen von *Pelobates fuscus* analysiert werden. Zum einen geschieht dieses, da sie den für den Fortbestand einer Population entscheidenden Anteil an der Reproduktion beitragen. Zum anderen sind die - entscheidend durch das Abbläichen geprägten - Lebenszyklen der weiblichen Tiere bisher noch nicht ausreichend untersucht worden. Schließlich würde die Abhandlung aller Analysen gleichermaßen auch für die männlichen Tiere zu einer unüberschaubaren, weit weniger strukturierbaren Arbeit führen.

In nahezu jeder Publikation, die in den letzten Jahren über *Pelobates fuscus* veröffentlicht wurde, nehmen morphometrische Betrachtungen einen besonderen Platz ein (vgl. STÖCKLEIN 1980, HILDENHAGEN 1986, ENDEL 1989, JAHN 1994 u.a.). Aus diesem Grund wird hier nun eine Analyse der Tiere hinsichtlich ihrer Zugehörigkeit zu einem bestimmten Sommerlebensraumtyp vorgenommen. Die im Rahmen der Diplomarbeit 1996 ermittelten erheblichen Unterschiede hinsichtlich der morphometrischen Parameter zwischen Individuen der Agrarökosysteme Acker und Brache (TOBIAS 1997b; d) stellten dabei erstmals die Frage nach einem Zusammenhang von Körperkonstitution und Lebensraum. Dieser soll in den folgenden Kapiteln für die zwei „Teile“ der Population desselben Laichgewässers näher untersucht werden.

Eine Gegenüberstellung der morphometrischen Parameter Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge der Tiere beider Agrarökosysteme für jedes einzelne Jahr befindet sich im Anhang (Kap. 14.2). An dieser Stelle sollen zum einen die vierjährige Dynamik der durchschnittlichen morphometrischen Parameter, zum anderen die Differenzen zwischen der körperlichen Konstitution der Individuen beider Standorte aufgezeigt werden.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Körpermasse

Die Körpermasse der Knoblauchkröten wurde mittels einer elektronischen Taschewaage (Kern 462-41) auf 0,1 g (bei Gesamtmassen bis 10 g) bzw. auf 0,2 g (bis zu 50 g Gesamtgewicht) genau bestimmt. Um Fehlmessungen zu vermeiden, wurden stark verschmutzte Kröten zuvor in einem kleinen Wasserglas gewaschen und nasse Tiere vor dem Wiegen mit Taschentüchern abgetrocknet. Erschienen Tiere aufgrund sehr trockener Witterung – insbesondere zum Ende der Rückwanderung - stark dehydriert, so wurde dieses entsprechend vermerkt, so daß die Massewerte ggf. aus der Auswertung herausgenommen wurden. Zur Bewertung der körperlichen Verfassung wird der von KUHN (1994a) verwendete, auf KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987) zurückgehende Konditionsindex $KI = \text{Körpermasse [g]} / KRL^3 [\text{mm}] \times 10^6$ verwandt.

4.2.2 Kopf-Rumpf-Länge

Die Kopf-Rumpf-Länge (KRL) der Individuen wurde bei entspannter Körperhaltung mit einer mechanischen Schieblehre von der Schnauzenspitze bis zum dorsalen Kloakenrand auf 0,1 mm genau bestimmt. Hatten Tiere eine Schreckstellung eingenommen, so wurden sie durch leichten Fingerdruck auf den Rücken wieder in die normale Sitzhaltung gebracht bzw. erst nach erfolgter Entspannung vermessen (vgl. TOBIAS 1997b).

4.2.3 Morphometrische Parameter im zeitlichen Verlauf der Anwanderung

Zur Klärung der Frage, ob es Unterschiede und Tendenzen bei den Anwanderungszeitpunkten von Tieren unterschiedlicher körperlicher Konstitution gibt, wurden die „täglichen Mittelwerte“ der morphometrischen Daten graphisch über den Zeitraum der Anwanderung aufgetragen. Um Fehlerwerte aufgrund eines zu geringen Stichprobenumfangs zu vermeiden, wurden nur Tage mit einer Aktivität von mindestens fünf Tieren ($n = 5$) pro Standort für die Auswertung herangezogen.

Um durch Witterungsschwankungen bedingte Wanderpausen nicht mit in die Graphik aufnehmen zu müssen, wurde das Datum des Tages vernachlässigt. Statt dessen wurden die Tage mit einer Wanderaktivität von mindestens fünf Tieren fortlaufend als „Aktivitätstage“ numeriert. Diese Form der Auswertung wurde auch für einige der folgenden Analysen verwendet, da sie eine weitgehend witterungsunabhängige Auswertung zulässt (vgl. Kap. 6.4).

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Dynamik der Körpermasse

Im folgenden wird die Dynamik der Verteilung der Körpermassewerte im Verlauf der vier Untersuchungsjahre für beide Standorte dargestellt. Dafür werden zunächst die Graphen der durchschnittlichen Masse einander gegenübergestellt.

Die in Abb. 4.3.1 dargestellte Verteilung der Größenklassen zeigt für die Ackerweibchen die allmähliche Verschiebung der einzelnen Jahreskurven in den höheren Bereich. Abgesehen von der unterschiedlichen Steilheit der Kurven, die sich aus den differierenden Gesamtzahlen ergibt, wird deutlich, daß sich sowohl die Anfangs- als auch die Scheitelpunkte der Kurven im Laufe der Untersuchung stetig nach rechts in den höheren Bereich verschoben haben.

In Abb. 4.3.2 ist die analoge Auswertung für die Bracheweibchen dargestellt. Abgesehen von wenigen „Ausreißern“ (1996 Einzelexemplar in der Größenklasse 10,0 - 11,9 g, „Einbruch“ in der Größenklasse 20,0 – 21,9 g in 1998) läßt sich auch hier eine allmähliche Verschiebung der Kurven in den höheren Bereich erkennen. Unter Berücksichtigung der zudem weit geringeren Fangzahlen auf der Brache, ergeben sich somit für beide Agrarökosysteme die gleichen Trends.

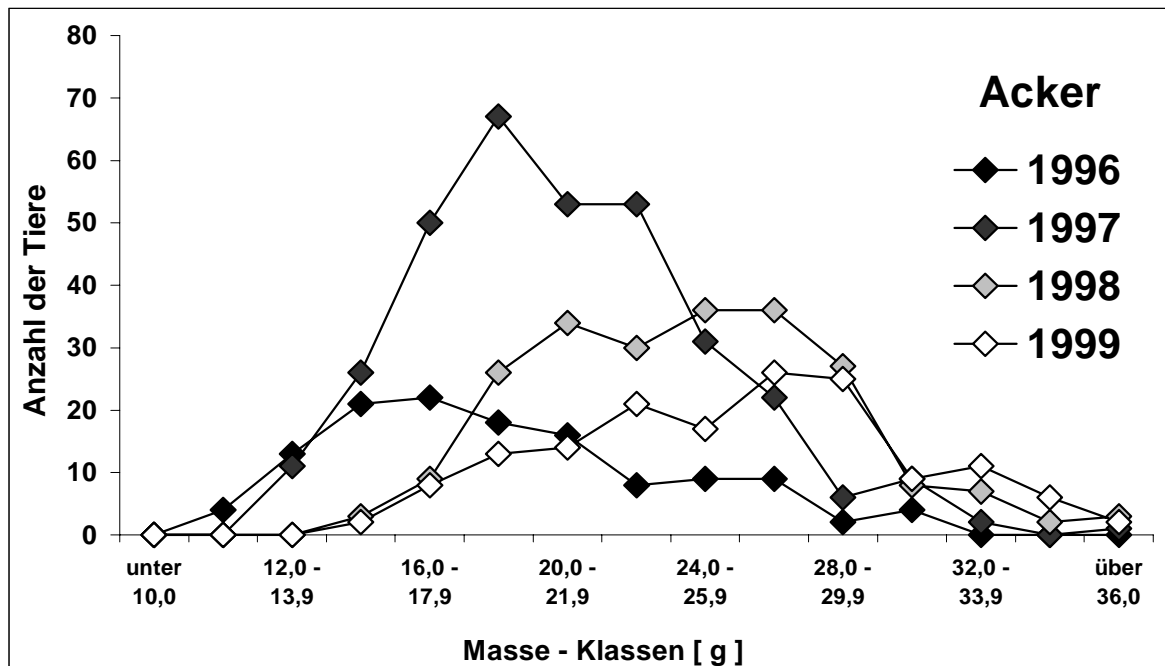


Abb. 4.3.1: Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Acker

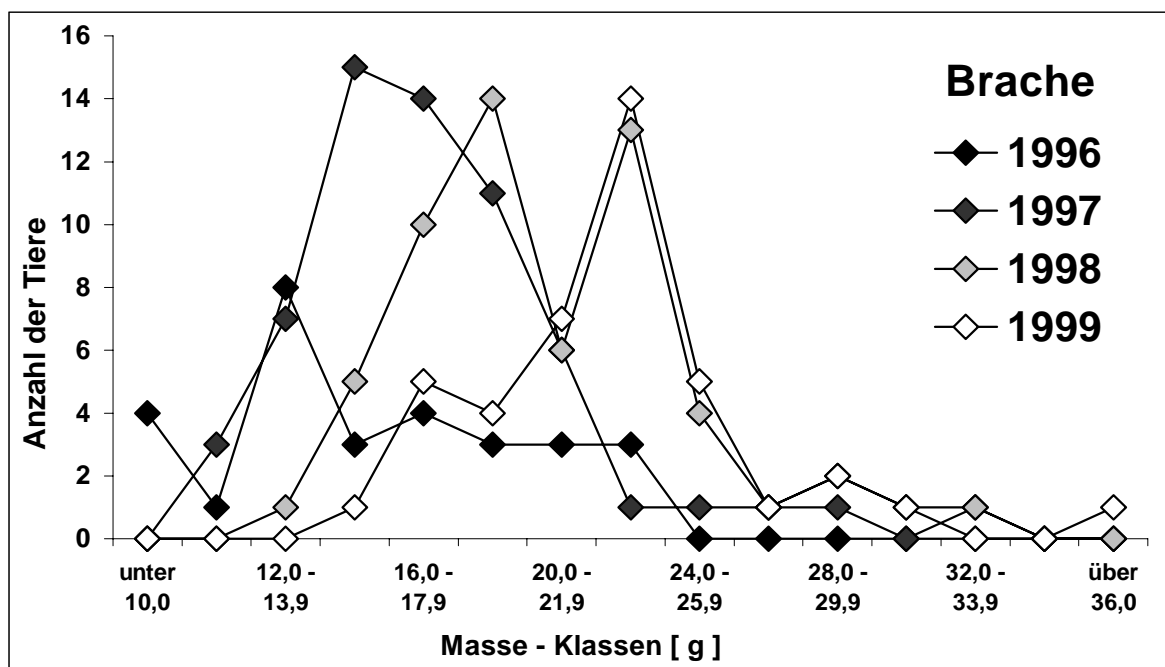


Abb. 4.3.2: Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Brache

Nachfolgend werden die einzelnen Größenklassenverteilungen einander noch einmal tabellarisch gegenüber gestellt, wobei diejenigen Größenklassen grau schraffiert sind, in denen jeweils mindestens die Hälfte aller registrierten Tiere eines Jahrgangs bzw. Lebensraumes eingeordnet werden konnte. Zudem ist die Dynamik der Minimum- und Maximumwerte im rechten Teil der Tabelle dargestellt.

Die Betrachtung des treppenartigen Verlaufs der grau unterlegten Masseklassen, in denen mehr als die Hälfte aller gefangenen Tiere vertreten war (Tab. 4.3.1 und 4.3.2), bestätigt den zuvor für die Abb. 4.3.1 und 4.3.2 erwähnten stetigen Anstieg.

Tab. 4.3.1: Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Acker

Acker	unter 10,0 g	10,0 – 11,9 g	12,0 – 13,9 g	14,0 – 15,9 g	16,0 – 17,9 g	18,0 – 19,9 g	20,0 – 21,9 g	22,0 – 23,9 g	24,0 – 25,9 g
1996	0	4	13	21	22	18	16	8	9
1997	0	0	11	26	50	67	53	53	31
1998	0	0	0	3	9	26	34	30	36
1999	0	0	0	2	8	13	14	21	17

	26,0 – 27,9 g	28,0 – 29,9 g	30,0 – 31,9 g	32,0 – 33,9 g	34,0 – 35,9 g	über 36,0 g	min.	Ø	max.
1996	9	2	4	0	0	0	10,4	19,04	31,4
1997	22	6	9	2	0	1	12,1	20,79	36,4
1998	36	27	8	7	2	3	14,6	24,48	41,4
1999	26	25	9	11	6	2	14,8	25,71	37,8

Tab. 4.3.2: Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Brache

Brache	unter 10,0 g	10,0 – 11,9 g	12,0 – 13,9 g	14,0 – 15,9 g	16,0 – 17,9 g	18,0 – 19,9 g	20,0 – 21,9 g	22,0 – 23,9 g	24,0 – 25,9 g
1996	4	1	8	3	4	3	3	3	0
1997	0	3	7	15	14	11	6	1	1
1998	0	0	1	5	10	14	6	13	4
1999	0	0	0	1	5	4	7	14	5

	26,0 – 27,9 g	28,0 – 29,9 g	30,0 – 31,9 g	32,0 – 33,9 g	34,0 – 35,9 g	über 36,0 g	min.	Ø	max.
1996	0	0	0	0	0	0	8,0	15,39	23,4
1997	1	1	0	0	0	0	10,2	17,23	32,5
1998	1	2	1	1	0	0	12,8	20,51	32,2
1999	1	2	1	0	0	1	14,0	22,47	36,1

Während der Schwerpunkt der Ackerkröten 1996 im Bereich zwischen 14,0 und 22,0 g lag, verschob sich diese Verteilung bis 1999 um insgesamt vier Klassen (acht Gramm) auf einen Bereich zwischen 22,0 und 30,0 g nach rechts. Für die Brachetiere ergab sich eine ähnlich deutliche Verschiebung von einem Bereich zwischen 12,0 und 18,0 g (1996) auf Werte zwischen 20,0 und 24,0 g (1999).

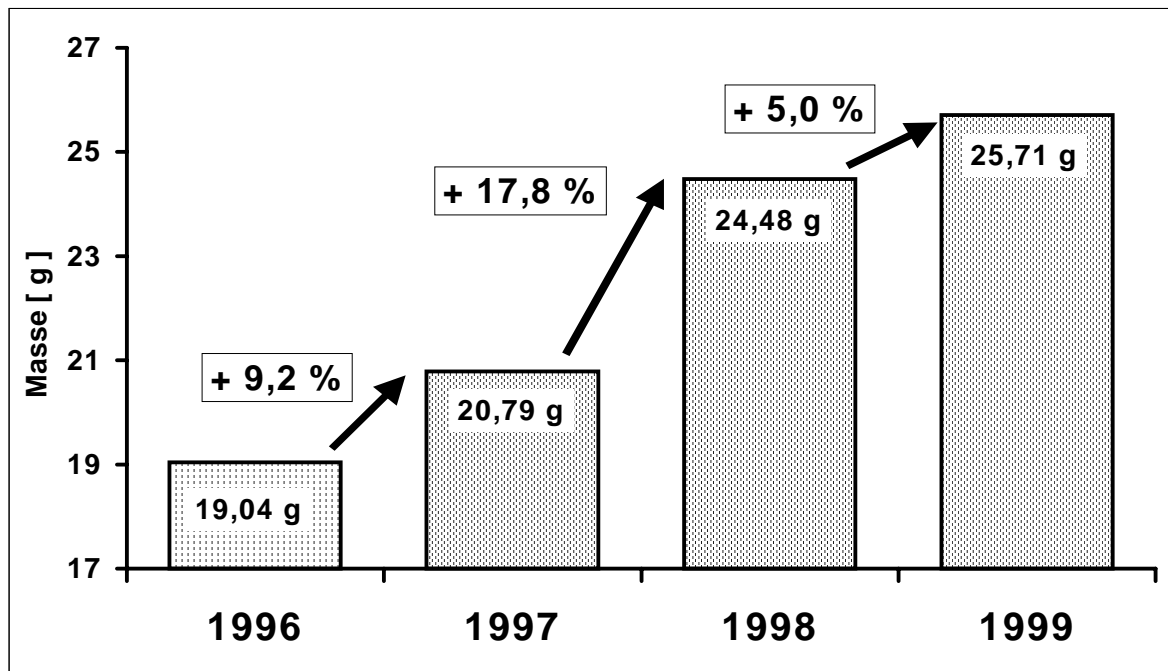


Abb. 4.3.3: Dynamik der durchschnittlichen Körpermasse der Weibchen des Standorts Acker (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)

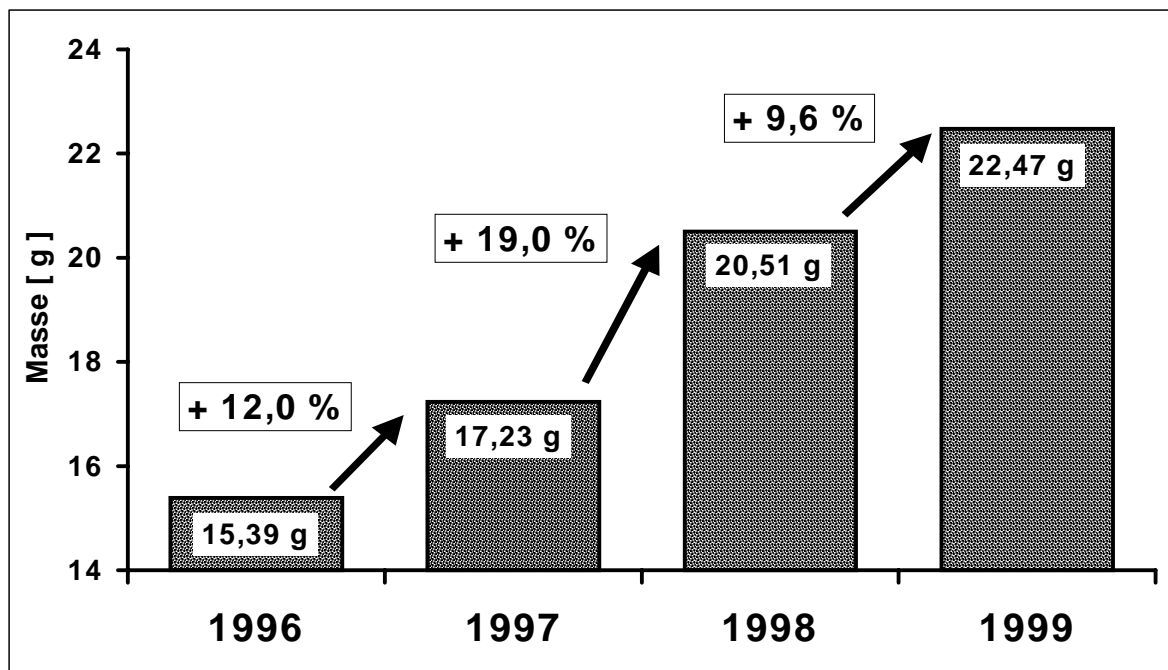


Abb. 4.3.4: Dynamik der durchschnittlichen Körpermasse der Weibchen des Standorts Brache (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)

Die jährliche prozentuale Zunahme der durchschnittlichen Körpermasse der Knoblauchkrötenweibchen des Standortes Acker ist in Abb. 4.3.3 dargestellt. Die Höhe des Anstiegs schwankt innerhalb des Untersuchungszeitraumes deutlich zwischen Werten von 5 % (1998 auf 1999) und fast 18 % Zuwachs (1997 auf 1998).

Als Gesamtzuwachs der durchschnittlichen Körpermasse errechnet sich ausgehend von 19,04 g (1996) eine Gesamtzunahme von 35 % bis auf 25,71 g (1999). Eine ähnliche Entwicklung zeigt sich bei der Betrachtung der in Tab. 4.3.1 beschriebenen Extremwerte. Der Wert des jeweils geringsten gemessenen Gewichts stieg von 1996 bis 1999 um 42,3 %. Der höchste Gewichtswert kletterte innerhalb der Untersuchung um insgesamt 31,8 %.

Analog dazu zeigt Abb. 4.3.4 die zeitliche Entwicklung der für die Brachekröten ermittelten Körpermassen. Die mittlere Körpermasse stieg von 1996 bis 1999 um mehr als 45 % an, wobei auch hier die Zuwachsraten in den einzelnen Zeiträumen mit Werten zwischen 9,6 % und 19 % schwankten. Die Masse des jeweils leichtesten Tieres zeigte im Verlauf der Untersuchung einen Zuwachs von 75,0 %, der Gesamtanstieg der Maximumwerte lag bei 54,3 % (Tab. 4.3.2).

Bei der Gegenüberstellung der jährlichen Zunahmeraten fällt auf, daß die Werte der von der Brache anwandernden Weibchen in jedem der drei betrachteten Zeiträume zwischen 1,2 % und 4,4 % ($\bar{\varnothing}$ 2,87 %) über denen der Ackertiere lagen.

In Abb. 4.3.5 sind die beiden Entwicklungsverläufe der mittleren Körpermasse einander direkt gegenübergestellt. Die durchschnittliche Masse der Ackerweibchen im ersten Untersuchungsjahr wurde als 100 % - Basis gesetzt, um sowohl die prozentuale Zunahme im zeitlichen Verlauf der Untersuchung, als auch die Differenzen zwischen beiden Standorten innerhalb eines Jahres deutlich zu machen.

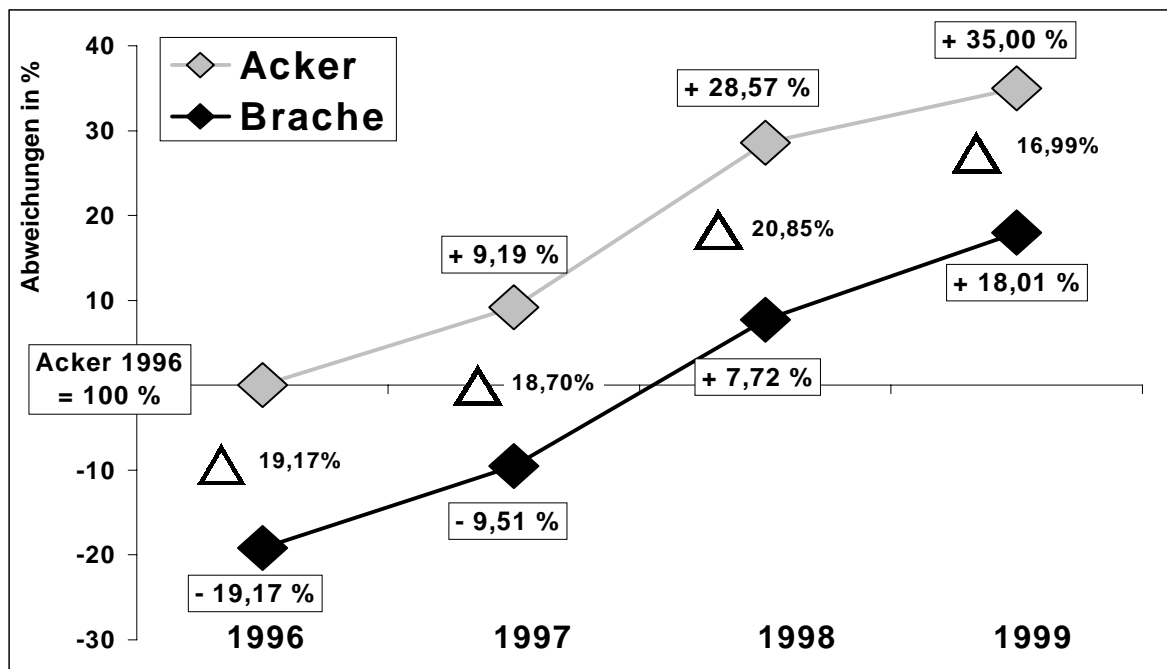


Abb. 4.3.5: Dynamik und Differenzen der durchschnittlichen Körpermasse (Bezugsbasis: „Standort Acker 1996“)

Aus Abb. 4.3.5 geht hervor, daß die mittlere Körpermasse der Bracheweibchen im ersten Untersuchungsjahr um nahezu ein Fünftel (19,2 %) niedriger als diejenige der Ackerweibchen lag. Auf beiden Standorten stiegen in den Folgejahren die absoluten Massewerte und somit auch das prozentuelle Verhältnis gegenüber dem „Nullwert“ von 1996 deutlich an. Dabei wies der Differenzwert zwischen beiden Populationsteilen 1997 mit 18,7 % annähernd die gleiche Höhe wie im Vorjahr auf. Von den Bracheindividuen wurde der „Basiswert“ erstmals 1998 überschritten. Die Differenz zu den Ackertieren wuchs auf fast 21 % an und schrumpfte 1999 auf einen Wert von 17 %. Mit einer durchschnittlichen Differenz der mittleren Körpermasse von 18,9 % verbleiben die weiblichen Knoblauchkröten am Standort Brache in jedem Jahr um knapp ein Fünftel unter derjenigen der Ackerweibchen.

Abschließend soll für die Betrachtung der Körpermasse in Abb. 4.3.6 eine logarithmische Regression der vierjährigen Dynamik dargestellt werden, welche den stetigen, im Abstand von knapp vier Gramm nahezu parallel zueinander verlaufenden, Anstieg an beiden Standorten verdeutlicht. Dabei muß eine logarithmische Darstellung gewählt werden, da die morphometrischen Parameter der Amphibien nicht „bis ins Unendliche“ anwachsen, sondern sich allenfalls einem Wert asymptotisch annähern können.

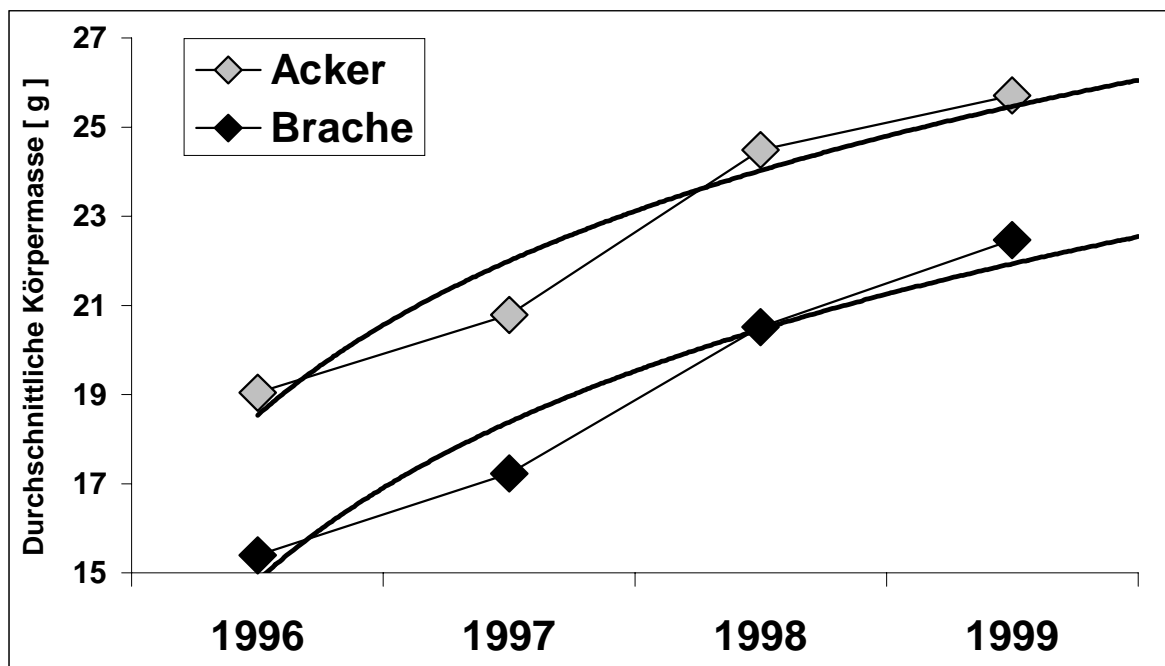


Abb. 4.3.6: Logarithmische Regression der Dynamik der Körpermassen beider Standorte im Verlauf von vier Jahren

4.3.2 Dynamik der Kopf-Rumpf-Länge

Analog zu der vorangegangenen Betrachtung der Körpermasse soll an dieser Stelle die Dynamik der Kopf-Rumpf-Länge betrachtet werden.

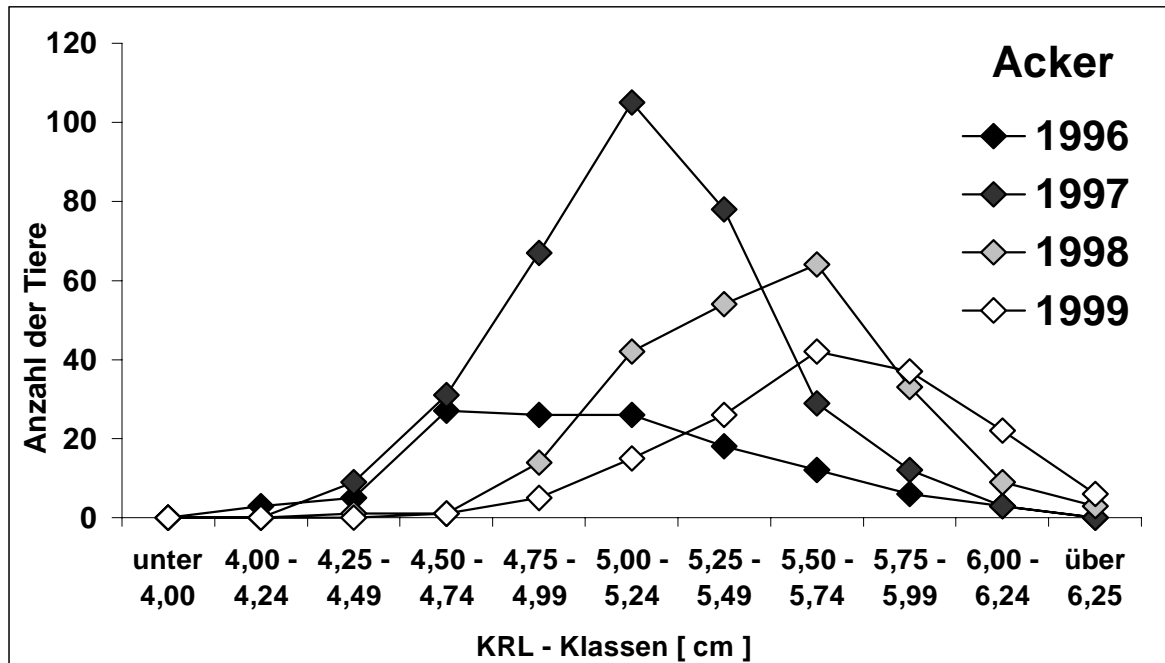


Abb. 4.3.7: Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Acker

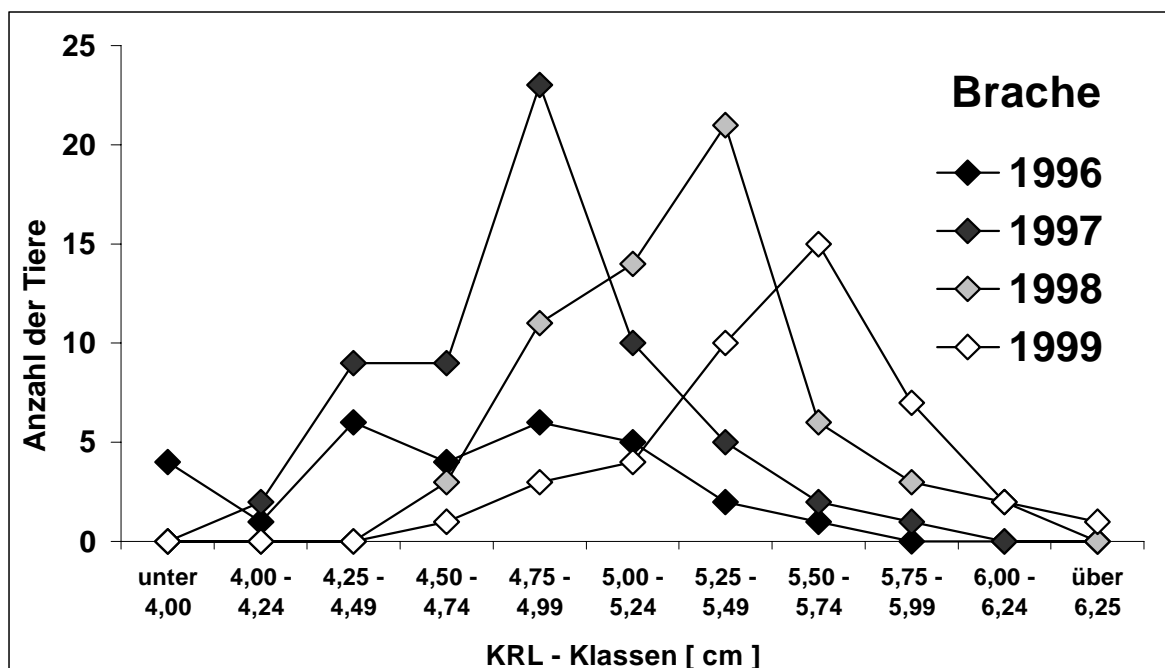


Abb. 4.3.8: Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Brache

Die Betrachtung der übereinandergelegten Verteilung der KRL-Größenklassen in Abb. 4.3.7 und 4.3.8 zeigt die bereits für die Körpermasse beschriebene stetige Verschiebung der Kurven in den höheren Bereich. Die Anfangs-, End- und Scheitelpunkte der Kurven einzelner Jahre unterschieden sich auch hier an beiden Standorten deutlich voneinander.

Tab. 4.3.3: Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Acker

Acker	unter 4,00 cm	4,00 – 4,24 cm	4,25 – 4,49 cm	4,50 – 4,74 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm
1996	0	3	5	27	26	26	18
1997	0	0	9	31	67	105	78
1998	0	0	1	1	14	42	54
1999	0	0	0	1	5	15	26

	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	6,00 – 6,24 cm	über 6,25 cm	min.	Ø	max.
1996	12	6	3	0	4,05	5,05	6,21
1997	29	12	3	0	4,40	5,14	6,19
1998	64	33	9	3	4,43	5,47	6,46
1999	42	37	22	6	4,73	5,65	6,48

Tab. 4.3.4: Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Brache

Brache	unter 4,00 cm	4,00 – 4,24 cm	4,25 – 4,49 cm	4,50 – 4,74 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm
1996	4	1	6	4	6	5	2
1997	0	2	9	9	23	10	5
1998	0	0	0	3	11	14	21
1999	0	0	0	1	3	4	10

	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	6,00 – 6,24 cm	über 6,25 cm	min.	Ø	max.
1996	1	0	0	0	3,79	4,69	5,70
1997	2	1	0	0	4,00	4,85	5,87
1998	6	3	2	0	4,57	5,25	6,06
1999	15	7	2	1	4,62	5,50	6,31

Diese Verschiebung wird gleichermaßen durch die Verteilung der Individuen auf die verschiedenen Größenklassen in Tab. 4.3.3 und 4.3.4 belegt. So verteilte sich 1996 mehr als die Hälfte aller Ackertiere auf drei schraffierten Größenklassen zwischen 4,50 und 5,25 cm, im letzten Untersuchungsjahr um vier Klassen (entspricht 1 cm) verschoben auf den Bereich zwischen 5,50 und 6,00 cm. Im gleichen Zeitraum rückten die von den Bracheweibchen vorwiegend bevölkerten Größenklassen von 4,25 bis 5,00 cm auf einen Bereich von 5,25 bis 5,75 cm.

Der Vergleich der Dynamik der mittleren Kopf-Rumpf-Länge-Werte in Abb. 4.3.9 und 4.3.10 zeigt analog zu der Entwicklung der Massewerte für beide Populationsteile einen stetigen Anstieg innerhalb der vier Jahre. An beiden Standorten waren dabei die Zuwachsraten von 1997 auf 1998 am höchsten, von 1996 auf 1997 am geringsten.

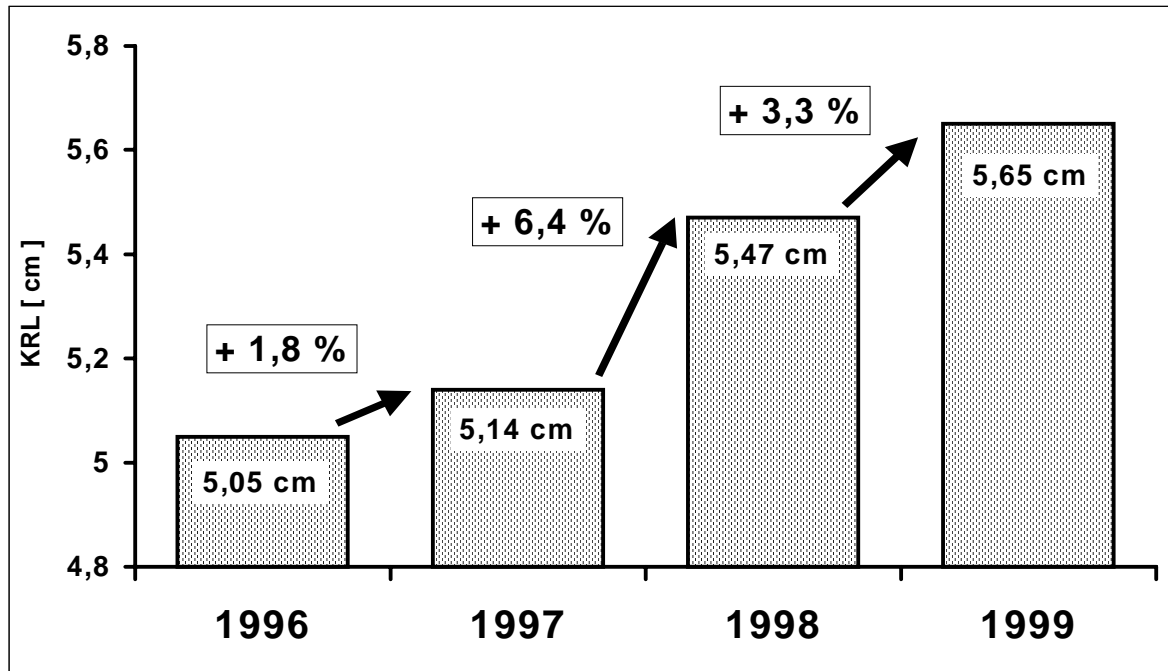


Abb. 4.3.9: Dynamik der durchschnittlichen Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Acker (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)

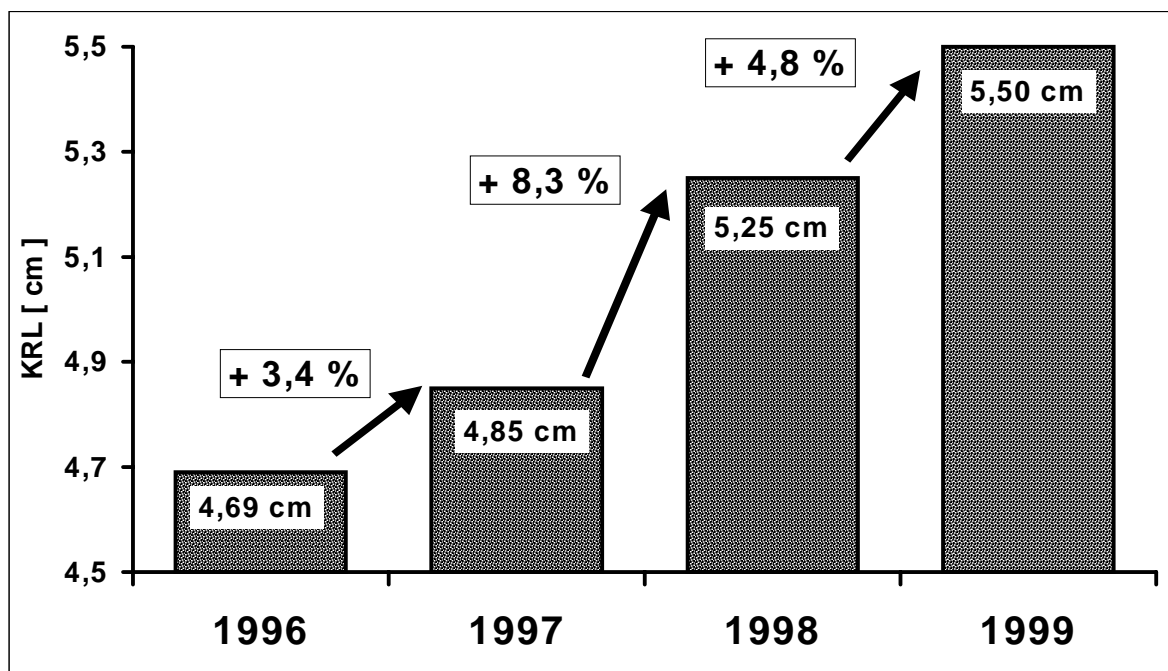


Abb. 4.3.10: Dynamik der durchschnittlichen Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Brache (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)

Bei den Ackerkröten stieg die mittlere Kopf-Rumpf-Länge von 1996 (5,05 cm) bis 1999 (5,65) um insgesamt 11,9 % an. Für das jeweils kleinste vermessene Tier ergab sich eine Steigerungsrate von 16,8 %, während die jeweils größte KRL um 4,3 % zulegte (Tab. 4.3.3). Für die Weibchen der Brachefläche ergab sich über die vier Jahre eine Gesamtsteigerung der durchschnittlichen KRL von 17,3 %. Der jeweils geringste Wert nahm um 21,9 %, die jeweils größte Messung um 10,7 % zu (Tab. 4.3.4).

Die Gegenüberstellung der jährlichen Zunahmeraten an den Standorten Acker und Brache zeigt – ähnlich wie bei der Körpermasse - auch für die KRL, daß die Werte der Bracheweibchen mit einem Durchschnitt von 1,64 % in allen drei Zeiträumen über den Zuwachswerten der Ackerindividuen lagen.

In Abb. 4.3.11 sind die Dynamik und Differenzen der mittleren KRL - wiederum ausgehend von der Basisgröße der Ackerweibchen 1996 - im Verlauf der vier Jahre dargestellt. Ähnlich wie bei der Betrachtung der Körpermasse lag auch die Kopf-Rumpf-Länge der Bracheweibchen in jedem Untersuchungsjahr unterhalb des Wertes der Ackertiere.

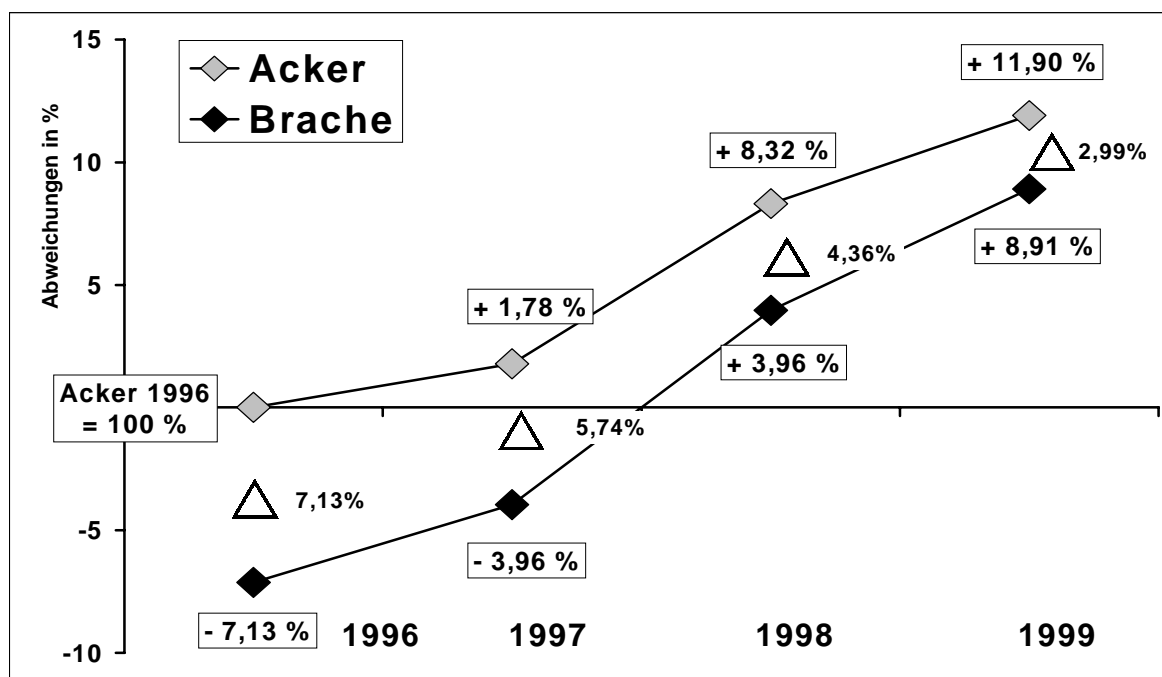


Abb. 4.3.11: Dynamik und Differenzen der durchschnittlichen Kopf-Rumpf-Länge (Bezugsbasis: „Standort Acker 1996“)

Im Gegensatz zur Dynamik der Körpermasse, verringerte sich die KRL-Differenz beider Standorte stetig von über 7 % (1996) auf unter 3 % (1999). Die Annäherung bzw. Verringerung der bestehenden Differenz vollzog sich dabei absolut gleichmäßig um 1,39 % (1996 auf 1997), 1,38 % (1997 auf 1998) bzw. 1,37 % (1998 auf 1999).

Auch die abschließende Betrachtung der logarithmischen Regression in Abb. 4.3.12 läßt die allmähliche Annäherung der Kurven beider Standorte erkennen.

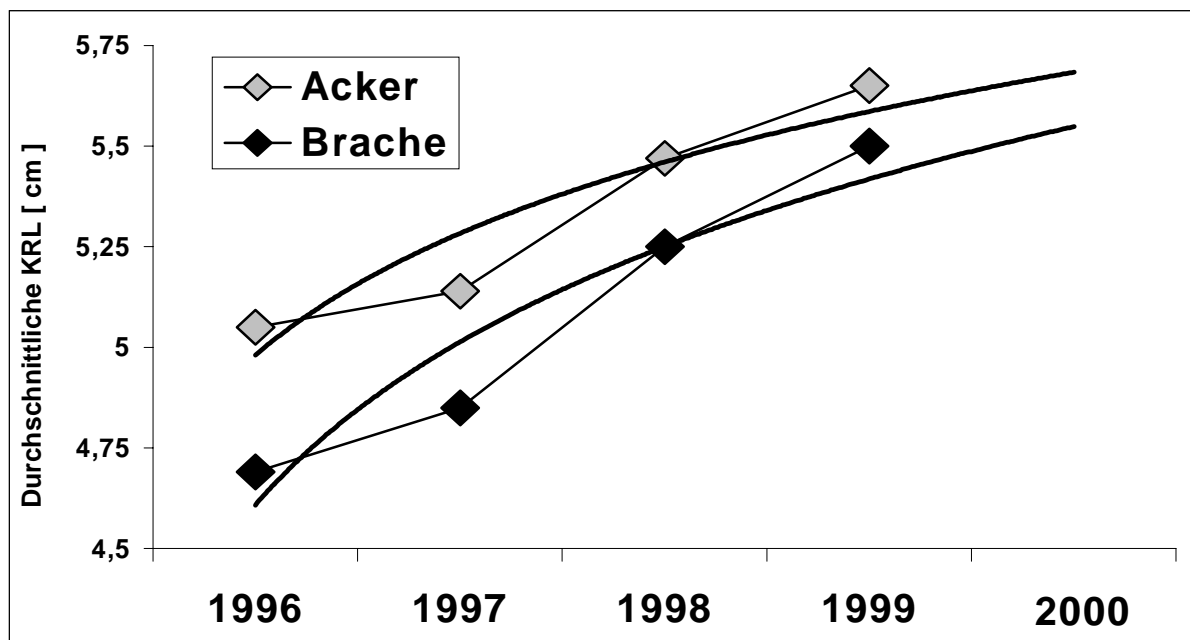


Abb.: 4.3.12: Logarithmische Regression der Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen beider Standorte im Verlauf von vier Jahren

4.3.3 Konditionsindex

In Tab. 4.3.5 sind die zuvor beschriebenen Ergebnisse, ausgewertet in Bezug auf die körperliche Konstitution der Tiere, dargestellt. Die Verwendung des Konditionsindex folgt den Auswertungen von KUHN (1994a) an Erdkrötenweibchen (*Bufo bufo*).

Tab. 4.3.5: Konditionsindex ($KI = \text{Körpermasse [g]} / \text{KRL}^3 [\text{mm}] \times 10^6$) nach KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987)

	Acker	Brache	Verhältnis Acker / Brache [%]
1996	147,8	149,1	- 0,87
1997	153,0	151,0	+ 1,33
1998	149,5	141,7	+ 5,51
1999	142,5	135,0	+ 5,56

Die Analyse der durchschnittlichen Konditionsindizes der Weibchen beider Standorte belegt noch einmal die bessere körperliche Konstitution der Ackerindividuen. Während der Index im ersten Jahr noch leicht zugunsten der Brachetiere errechnet wurde, sank er bei diesen mit zunehmender Zeit auf ein weit niedrigeres Niveau als bei den Ackerkröten, so daß er in den beiden letzten Untersuchungsjahren für die Ackerweibchen um 5,5 % über dem Wert der Brachetiere lag.

4.3.4 Korrelation von Masse und Kopf-Rumpf-Länge

Im folgenden sollen die Regressionen aus Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen beider Standorte dargestellt werden. Der Korrelationskoeffizient wurde mittels T-Test bestimmt, Steigung der Regressionsgeraden und Bestimmtheitsmaß werden angegeben.

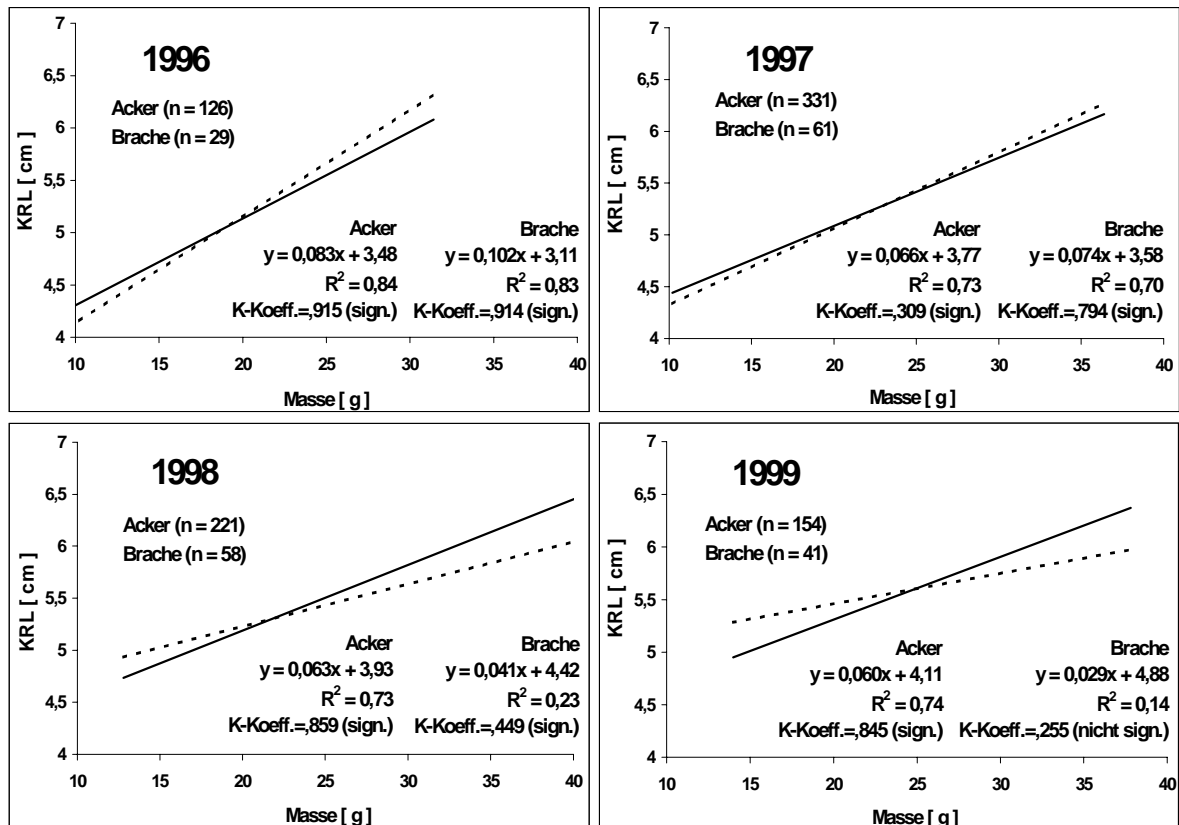


Abb. 4.3.13: Regression von Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen der Standorte Acker (durchgezogene Linie) und Brache (gestrichelte Linie) von 1996 bis 1999, K-Koeff. = Korrelationskoeffizient nach T-Test

In Abb. 4.3.14 sind die Regressionen aus Körpermasse und KRL für die Jahre 1996 bis 1999 dargestellt. Es zeigt sich, daß die Korrelation (T-Tests) auf einem Niveau von 0,01 in fast allen Fällen signifikant ist. Das Bestimmtheitsmaß der Regression der Ackerindividuen liegt mit einem Bereich zwischen 0,73 und 0,84 zum Teil recht deutlich über demjenigen der Brachetiere (0,14 bis 0,83). Die Steigung der Geraden lag in den ersten beiden Jahren für die Bracheweibchen etwas höher als für die Ackerindividuen, letztere erreichten 1998 und 1999 die höheren Werte „KRL-Zuwachs“ pro „Anstieg der Körpermasse“.

Im Verlauf der Untersuchung ließ sich an beiden Standorten ein stetiger Rückgang der Steigungen der Regressionsgeraden verzeichnen, wobei dieser bei den Brachetieren weit deutlicher ausfiel als bei den Weibchen des Ackerhabitats.

4.3.5 Morphometrische Parameter im Verlauf der Anwanderung

Im folgenden sollen die Durchschnittswerte der morphometrischen Parameter in Abhängigkeit des Anwanderungszeitraums betrachtet werden, um festzustellen, ob und ggf. welche Trends für weibliche Knoblauchkröten vorliegen. Um die Anzahl „zufälliger Abweichungen“ gering zu halten, werden nur Tage mit einer Wanderaktivität von mindestens fünf Tieren an einem Standort in die Analyse aufgenommen.

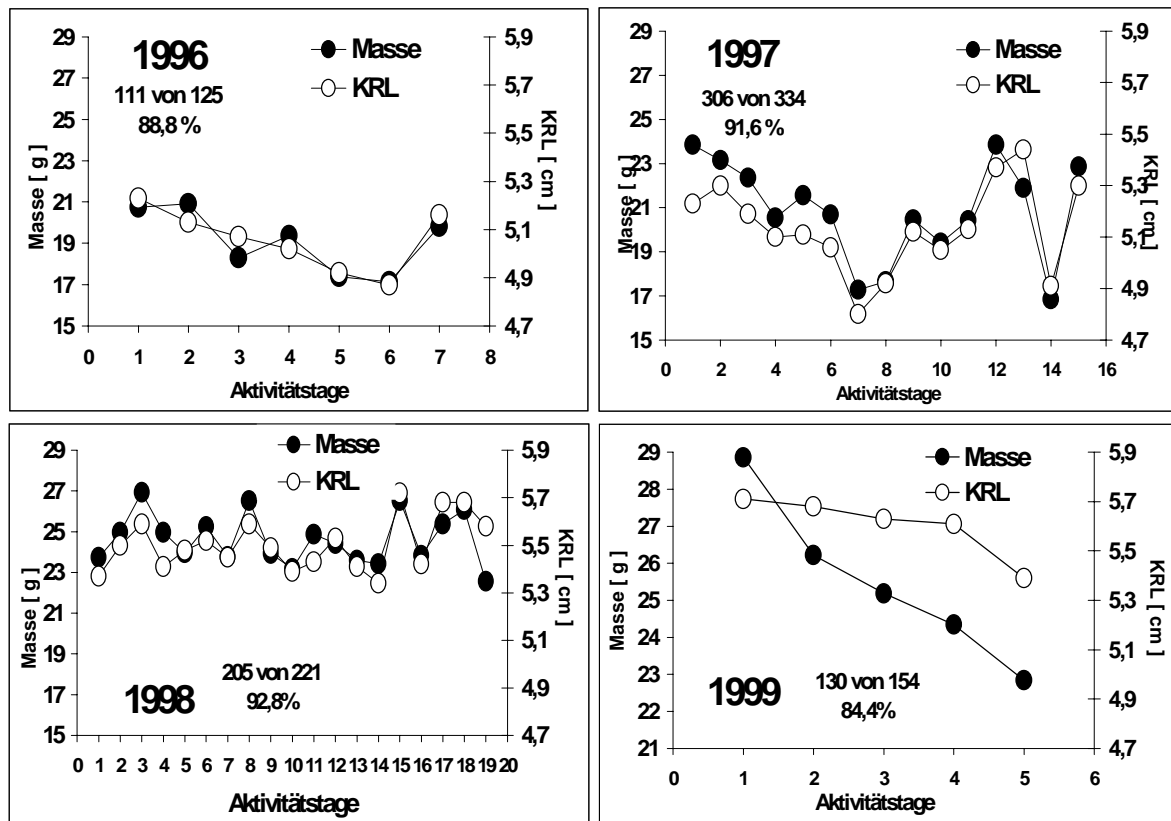


Abb. 4.3.14: Durchschnittliche Masse und KRL der Weibchen des Standorts Acker im Verlauf der jährlichen Anwanderungen 1996 bis 1999

Die in Abb. 4.3.14 dargestellten durchschnittlichen Körpermassen und Kopf-Rumpflängen der am Standort Acker registrierten weiblichen Knoblauchkröten lassen keinen für jedes Untersuchungsjahr gleichermaßen gültigen Trend erkennen. Die für 1996 und (eingeschränkt) 1999 zu vermutende frühere Einwanderung großer und schwerer Weibchen lässt sich in den beiden übrigen Jahren (mit weit höheren Stichproben) nicht belegen.

Der mit einem Durchschnitt von 89,4 % ermittelte Anteil der aufgrund einer Wanderaktivität von mindestens fünf Individuen an dem betreffenden Tag in die Auswertung einbezogenen Tiere zeigt, daß einzeln wandernde Tiere mit einem Anteil zwischen 7 bis 15 % nur selten registriert wurden.

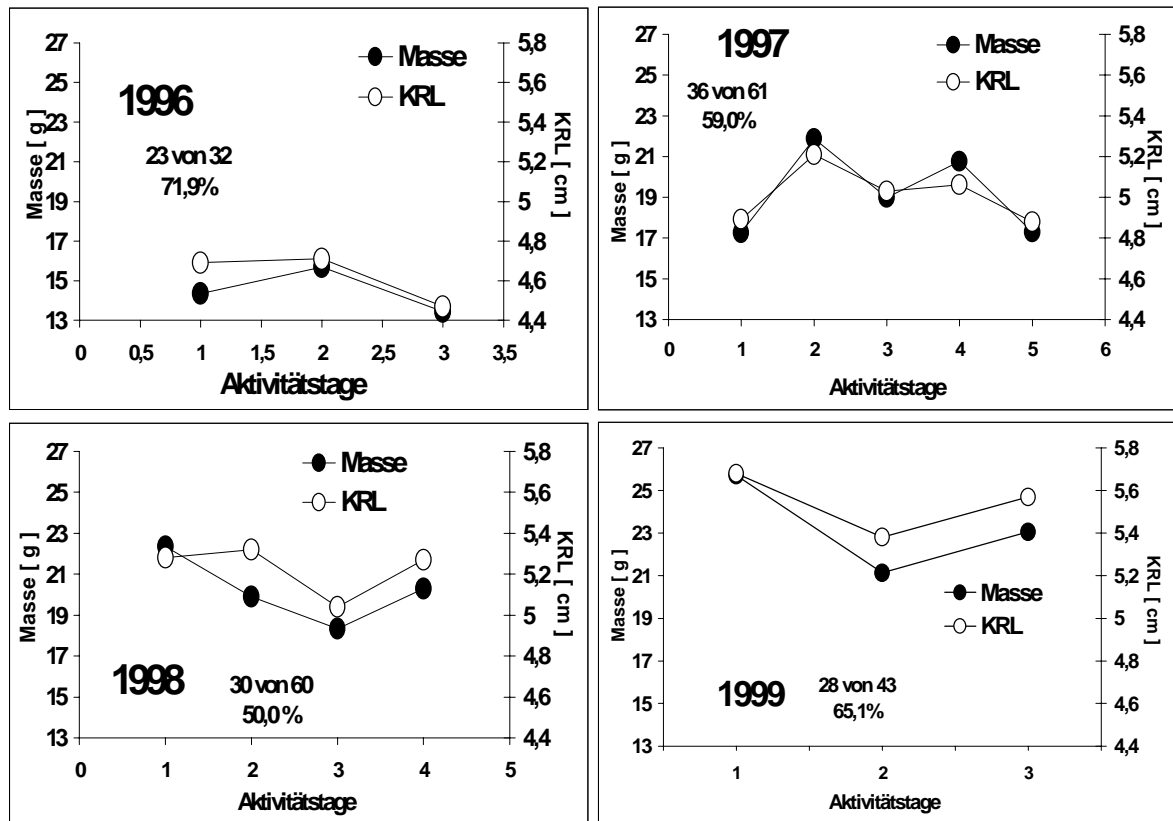


Abb. 4.3.15: Durchschnittliche Masse und KRL der Weibchen des Standorts Brache im Verlauf der jährlichen Anwanderungen 1996 bis 1999

Auch bei den vom Standort Brache angewanderten Knoblauchkröten läßt sich keine Tendenz hinsichtlich morphometrischer Unterschiede im Verlauf der Anwanderung erkennen. Hinzu kommt bei den in Abb. 4.3.15 dargestellten Ergebnissen außerdem der teils sehr geringe Stichprobenumfang von nur drei Tagen mit einer Wanderaktivität von mindestens fünf Tieren. Der Anteil der ausgewerteten Weibchen lag in diesem Fall bei durchschnittlich 61,5 %, was bedeutet, daß im Mittel fast 40 % - somit fast viermal so viele Tiere wie auf der Ackerfläche - an Tagen mit nur geringer Aktivität vereinzelt wanderten.

4.4 Diskussion

4.4.1 Methodenkritik

Körpermasse

Die Methodik der Körpermassebestimmung erfordert keine besondere Bewertung, da sie allgemein anerkannt ist. Die elektronischen Taschenwaagen des beschriebenen Typs erwiesen sich als sehr robust und witterungsunempfindlich. Das Waschen stark verschmutzter Tiere vor dem Wiegen kann ebenfalls positiv bewertet werden, da andernfalls Fehler in der Massebestimmung von bis zu 2 g möglich waren.

Erwähnt werden muß die Abhängigkeit der Körpermasse vom aktuellen Wassergehalt der Tiere (vgl. DUELLMANN & TRUEB 1994, STEBBINS & COHEN 1995 u.a.). Potentielle Fehlmessungen aufgrund stark dehydrierter Individuen spielten aufgrund der Untersuchungszeit im niederschlagsreichen Frühjahr nur eine untergeordnete Rolle. Die in fünf Ausnahmefällen „fast vertrockneten“ Tiere wurden zwar untersucht, in die Auswertung allerdings nicht mit aufgenommen. Generelle Unterschiede im Wassergehalt der Tiere waren zwischen den Standorten nicht erkennbar, zudem dürften sich einzelne Fehlmessungen infolge der hohen Stichprobe kaum negativ auswirken.

Kopf-Rumpf-Länge

Die Messung der Kopf-Rumpf-Länge unterliegt - im Gegensatz zur Ermittlung der Körpermasse - nach eigenen Erfahrungen weit größeren meßtechnisch-bedingten Schwankungen, die sich aus der jeweiligen Sitzhaltung der Kröten ergeben. Nehmen diese eine sogenannte „Schreckstellung“ (NÖLLERT 1990) ein, bei welcher der Kopf ventral angewinkelt und der Rücken „buckelartig“ gebogen wird, kann eine korrekte Messung der KRL nicht erfolgen. Aufgrund der hohen Zahl von Individuen ist das Abwarten bis sich die Tiere wieder entspannt haben zu zeitaufwendig, zumal sich manche Tiere bis zu 30 Minuten oder länger verkrampfen können (vgl. auch HILDENHAGEN 1986). Ein leichter Druck auf den Rücken erweist sich als das praktikabelste Mittel, kann jedoch mit einer Meßungenauigkeit von bis zu 3 mm ebenfalls nicht als Optimallösung angesehen werden. STÖCKLEIN (1980) spricht bei der Benutzung eines flexiblen Maßbandes sogar von Meßfehlern bis zu 5 mm. In der vorliegenden Untersuchung ist demnach von Meßfehlern zwischen 5 und 6 % auszugehen. Der von einigen Autoren dargestellte Bezug zwischen KRL-Werten und Alter, Ernährungssituation, Wachstum sowie Populationsstruktur (vgl. STÖCKLEIN 1980, JAHN 1994 u.a.) wurde hier zugunsten der Analyse der Massedaten nicht ermittelt.

Morphometrische Parameter im Verlauf der zeitlichen Anwanderung

Die Mindestzahl von fünf Tieren für die Auswertung der zeitlichen Dynamik der morphometrischen Parameter im Verlauf der Anwanderung wurde verwendet, um extreme Werte einzelner Individuen weitgehend zu nivellieren. Da in der Literatur noch keine Angaben zu ähnlichen Auswertungen vorliegen, erwies sich dieses als guter Kompromiß zwischen einer möglichst hohen Zahl auszuwertender Tiere und möglichst geringen Schwankungen.

Die Verwendung von Aktivitätstagen, also fortlaufenden Tagen mit Wanderaktivität, empfiehlt sich gegenüber dem eigentlichen Datum, da eine weitgehende Unabhängigkeit von Witterungseinflüssen erreicht wird. Dieses ist notwendig, um zwischenzeitliche Frostperioden oder Trockenzeiten aus der Auswertung heraus zu rechnen, die eine Amphibienaktivität für mehrere Tage unterbrechen, obwohl die Laichwanderung bei besserer Witterung durchgeführt würde. Insbesondere bei einem mehrjährigen Vergleich erscheint diese Verwendung witterungsunabhängiger Zeitfaktoren als geeignete Möglichkeit, um die „internen phänologischen Verhaltensweisen“ der Individuen zu erfassen (vgl. auch Kap. 6.4).

4.4.2 Ergebnisdiskussion

Morphometrische Differenzen

Bei der Verteilung der Masse- und KRL-Größenklassen lagen für beide Standorte durchgehend statistische Normalverteilungen vor, wobei sowohl die mittleren als auch die jeweiligen Extremwerte in jedem Fall bei den Ackertieren höher als bei den Bracheweibchen waren. Der dargestellte Vergleich der Konditionsindizes, der das Verhältnis von Körpermasse zur Kopf-Rumpf-Länge analysiert, macht die weit bessere körperliche Konstitution der Ackertiere ebenfalls deutlich.

Zur Erklärung dieses Phänomens muß eine Vielzahl an verschiedenen Ursachen angeführt werden. Besonderes Augenmerk wurde im Rahmen dieser Untersuchung dabei auf den Einfluß der Strukturen der beiden Agrarökosysteme gelegt. Nach der ausführlichen Beschreibung der - auch bei den Analysen der folgenden Kapitel offensichtlichen - Unterschiede zwischen Acker- und Brachetieren, sollen die wesentlichen Ursachen in den Kap. 8 bis 10 beschrieben werden, weshalb an dieser Stelle nur kurz auf die dort ausführlich bewerteten Einflußfaktoren eingegangen wird.

Als wesentliche Ursache für die verminderte „Fitness“ der Brachetiere ist der aufgrund der dichten Vegetation stark eingeschränkte Beutefangerfolg der Knoblauchkröten zu nennen (Kap. 9). Obwohl eine im Gegensatz zum Standort Acker vergleichsweise hohe Zahl an größeren Laufkäfern als potentiell verfügbare Beute zur Verfügung steht (Kap. 10), muß die Nahrungssituation auf der Brache gegenüber dem Ackerhabitat deutlich schlechter eingeschätzt werden. Hinzu kommt der in Kap. 8 analysierte Einfluß der Vegetationsstruktur auf das Eingrabeverhalten der Tiere. Während vegetationsfreie Oberflächen, wie sie zumindest zwischen den Drillreihen auf der Ackerfläche vorliegen, zu vergleichsweise großen Eingrabtiefen der Knoblauchkröten führen, diese also tagsüber relativ geschützt gegenüber äußeren Einflußfaktoren im Boden sitzen, können sich Brachekröten infolge der starken Durchwurzelung der mehrjährigen Brache nur schwer oder gar nicht in den Boden eingraben. Damit verbunden ist möglicherweise nicht nur ein höherer Prädationsdruck, sondern auch eine höhere physiologische Belastung der Tiere. Durch die erhöhte Sonneneinstrahlung besteht die Gefahr der Austrocknung sowie einer verstärkten Energiezehrung. Die tagsüber im kühlen Boden sitzenden Ackertiere unterliegen im Gegensatz dazu weit geringeren Temperatur- und Feuchtigkeitschwankungen zwischen Boden und nächtlicher Aktivität auf der Oberfläche, was als weitere Ursache für die erheblichen morphometrischen Differenzen anzuführen ist.

Ein weiterer Grund für die signifikant unterschiedlichen Körpermassen zwischen Weibchen beider Standorte (vgl. Kap. 14.2) mag im Vergleich der jeweiligen Laichplätze liegen. Als wesentliche Anforderungen der gegenüber Gewässereuthrophierung recht toleranten Knoblauchkröte an einen Laichplatz gelten eine gut ausgeprägte Submersvegetation, sonnige bis halbschattige Gewässerabschnitte mit Zugang zum Freiwasser sowie ausreichende Wassertiefen (vgl. NÖLLERT 1990, NÖLLERT & GÜNTHER 1996, JAHN 1998).

Die Mehrzahl der Ackerindividuen wandert in Richtung des nördlichen und östlichen Bereiches des Schapenteiches an, der im Übergang des Sumpfgürtels zur freien Wasserfläche ein Gebiet mit sehr hoher Balzaktivität darstellt. Durch Begehungen zur Ruf- und Laichzeit der Amphibien konnte trotz der Dominanz der Moor- (*Rana arvalis*) und Grasfrösche (*R. temporaria*) eine hohe Präsenz an Knoblauchkröten ermittelt werden. Ein Mangel an Laichplätzen ist dabei nicht zu erwarten, da die Frösche ihre Laichballen oberflächennah positionieren, *Pelobates fuscus* ihre Eischnüre hingegen in größeren Wassertiefen an der submersen Vegetation befestigt (vgl. EIBL-EIBESFELDT 1955). Konkurrenz der freien Larvenstadien ist aufgrund der Größe und Entwicklung der Kaulquappen von Knoblauchkröten nur eingeschränkt zu befürchten. Zudem bietet der östliche Bereich aus abiotischer und struktureller Sicht hervorragende Bedingungen. Die vegetationsreichen Flachwasserbereiche bieten ausreichende Nahrungs- und Versteckmöglichkeiten, die Sonne kann diesen Bereich den ganzen Tag über erwärmen.

Am westlichen Ufer, das von den Brachetieren direkt zum Ablichten angelaufen wird, herrschen hingegen suboptimale Bedingungen vor. Zum einen zieht sich der Baumbestand des Walles weit nach Norden, was insbesondere mittags und nachmittags einen Schattenwurf auf diese Bereiche verursacht, zum anderen fällt das Ufer hier schneller ab, was die notwendige Erwärmung des Wassers verzögert.

Die 1999 mit 147 Individuen - im Vergleich mit nur 51 „Brache-Juvenilen“ fast dreifache Anzahl - frisch metamorphosierter Jungtiere im östlichen Bereich des Schapenteiches, deren frühere Abwandertermine sowie die bereits weiter fortgeschrittene Resorption des Schwanzstummels deuten auf eine um etwa ein bis zwei Wochen verkürzte Entwicklungszeit der „Ackerlarven“ hin (vgl. ROMANOWSKY 2000, PAPENDIECK 2000). Durch diesen früheren Wechsel in den terrestrischen Habitat entsteht für die Jungtiere auf der Ackerfläche ein entscheidender Startvorsprung. Dieser Aspekt wird durch das in Kap. 10 beschriebene größere potentielle Beutespektrum der Juvenilen sogar noch gesteigert. Aus der Kombination dieser Annahmen ist eine weit geringere Mortalität der Jungtiere im ersten Winter zu erwarten, auch wenn der von BEEBEE (1996) beschriebene Sachverhalt „The time between metamorphosis and sexual maturity remains the least documented part of amphibian population dynamics“ im Rahmen dieser Untersuchung leider nicht aufgehoben werden konnte.

Als biotischer Einflußfaktor für die verringerte körperliche Konstitution der Brachetiere ist zudem die Konkurrenz durch andere Amphibienarten zu nennen. So wird die Bracheffläche von einer Vielzahl an Fröschen, Erdkröten und Molchen als Sommerlebensraum genutzt. Insbesondere die große Zahl an subadulten Braunfröschen (TOBIAS 1998) läßt hier eine starke Nahrungskonkurrenz für die Brachekröten entstehen, die ihren Teil zu den geringeren Körpermassen und Kopf-Rumpflängen beiträgt.

Zwar wandern auch am Fangzaun der Ackerfläche größere Zahlen an Braunfröschen sowie einige Erdkröten (*Bufo bufo*) an, doch liegen deren Sommerlebensräume überwiegend in den an die Ackerfläche angrenzenden Gärten der Wohngebiete. Die Verbreitung derjenigen Individuen, welche die Ackerfläche als Habitat nutzen, begrenzt sich zumeist auf räumlich eingeschränkte Bereiche mit hohem Grundwasserstand (BERGER & KRETSCHMER 1997), die von *Pelobates fuscus*, aufgrund ihrer Präferenz für Standorte mit niedrigerem Grundwasserstand, weitgehend gemieden werden. Dieses führt dazu, daß die Nahrungskonkurrenz der Ackertiere durch andere Amphibienarten kaum eingeschränkt wird.

Dynamik der morphometrischen Parameter

Wie die einzelnen Darstellungen sehr deutlich gezeigt haben, sind im Verlauf der vier Untersuchungsjahre die Werte von Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge bei den Weibchen beider Standorte stetig gestiegen. Als Grund für dieses allmähliche Anwachsen der morphometrischen Parameter der Population ist die Tatsache zu nennen, daß der Schapenteich bis 1993 aufgrund einer defekten Abflußregulierung im späten Frühjahr regelmäßig trockengefallen ist. So konnten die Adulttiere zwar zunächst zu einer erfolgreichen Reproduktion schreiten, da die Menge des nachfließenden Wassers aber schon kurze Zeit später den Abfluß des über den Winter aufgefüllten Teiches nicht mehr kompensieren konnte, kam der weitaus größte Teil der Kaulquappen nicht mehr zur Metamorphose. Darüber hinaus treten bei abnehmendem Wasserstand zusätzlich „Crowding-Effekte“ in den Vordergrund, die Zunahme der innerartlichen und gegenüber anderen Amphibienlarven bestehenden Konkurrenz um Nahrung nimmt in erheblichem Maße zu. In der Kombination mit einem erhöhten Prädationsdruck hat dieses dazu geführt, daß sich die Knoblauchkrötenpopulation ab 1994 weitgehend „neu aufbauen“ mußte.

Bei den 1996 gefangenen Knoblauchkrötenweibchen handelte es sich demzufolge überwiegend um junge Individuen, die zum ersten Male an der Fortpflanzung teilgenommen haben. Die Angaben zur Geschlechtsreife von *Pelobates fuscus* schwanken recht erheblich. Nach HILDENHAGEN (1986) wird die Mehrzahl der Weibchen im vierten Jahr geschlechtsreif, GLANDT (1990) konnte bei einer Studie zum Wachstum der Art die ersten geschlechtsreifen Weibchen im dritten Jahr ermitteln. KOGOJ (1998) beschreibt das mittlere Alter zum Zeitpunkt des ersten Abblaus mit drei Jahren, wobei das Mindestalter bei zwei Jahren liegt. Ebenso konnte JAHN (1998) bereits bei zweijährigen Tieren eine Laichabgabe feststellen. Die individuelle Schwankungsbreite, wie auch die jährliche Fluktuation der Altersstruktur für Anurenpopulationen dürfte dabei in der Regel beträchtlich sein (vgl. RYSER 1986, FRIEDL 1992, zit. bei KUHN 1994a).

Klammert man an dieser Stelle Fragen nach dem jeweiligen Ernährungszustand aus, so kann man zugrunde legen, daß die Mehrzahl der Knoblauchkrötenweibchen im Alter von drei Jahren erstmals am Laichgeschehen teilgenommen hat. Für die schematische Klärung der stetigen Zuwachsraten in Tab. 4.4.1 soll im folgenden vereinfacht angenommen werden, daß in jedem Jahr 50 % der Weibchen nach drei Jahren und jeweils ein Viertel der Tiere früher bzw. später geschlechtsreif wird. In diese Überlegung soll allerdings – im Vorgriff auf Kap. 6 und 7 – mit eingerechnet werden, daß auch Tiere registriert werden, die bereits fünf oder sechs Jahre alt sind und zum wiederholten Male auf der Laichwanderung gefangen werden.

Aus diesem Grund soll der Anteil der „mehr-als-dreijährigen“ Exemplare in 20 % an vierjährigen Tieren und 5 % an Tieren aufgeteilt werden, die bereits fünf Jahre zuvor geboren wurden und möglicherweise zum wiederholten Male registriert werden. Ältere Individuen können an dieser Stelle vernachlässigt werden, da ihr Anteil an der Gesamtsumme aller Anwanderer aufgrund des Höchstalters von fünf bis sieben Jahren (NÖLLERT 1990) einen verschwindend geringen Wert ausmacht.

Tab. 4.4.1: Anteile der Geburtsjahrgänge an der Gesamtzahl der in einem Jahr angewanderten Weibchen (in Prozent)

Anwan- derung	Geburtsjahrgänge								
	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999
1996	5	20	50	25	→	→			
1997		5	20	50	25	→	→		
1998			5	20	50	25	→	→	
1999				5	20	50	25	→	→

Aus Tab. 4.4.1 läßt sich ableiten, weshalb die Tiere 1996 nur eine vergleichsweise geringe mittlere Körpermasse aufwiesen, diese aber in der Folgezeit erheblich anstieg. Die in der ersten Zeile dargestellten Geburtsjahrgänge der 1996 registrierten Weibchen machen deutlich, daß aufgrund des trockengefallenen Teiches die beiden Jahrgänge 1991 und 1992, die im Normalfall ein Viertel aller Tiere ausgemacht hätten, wegfallen. Das Fehlen der relativ größten und schwersten, vier- bzw. fünfjährigen Tiere führt somit zu sehr niedrigen morphometrischen Werten.

Für die 1997 gefangenen Weibchen fällt nur noch der 5 % - Anteil der fünfjährigen Individuen (Geburtsjahrgang 1992) heraus. Die in der Saison 1993 geborenen, vierjährigen Tiere erklären den an beiden Standorten deutlichen Anstieg der Körpermasse um ca. 10 %. Erstmals konnte 1998 die gesamte Bandbreite an Geburtsjahrgänge erfaßt werden. Die große Bedeutung der „älteren Klassen“ für die Ermittlung der Durchschnitts- und Maximalwerte läßt sich aus den von 1997 auf 1998 noch um 18-19 % angestiegenen Massewerten sowie dem treppenartigen Verlauf der in den Tabellen grau unterlegten Größenklassen erkennen, welche die Mehrzahl der angewanderten Tiere repräsentieren.

Von 1998 auf 1999 konnte zwar erneut eine Zunahme der Analysewerte in beiden Lebensräumen festgestellt werden, doch zeigte die prozentuale Zuwachsrate der Körpermasse in diesem Zeitraum den jeweils geringsten Wert. Diese Verringerung des Zuwachses wird durch die logarithmischen Regressionen bestätigt, welche die allmähliche Annäherung der morphometrischen Werte an einen „Maximalwert“ erkennen läßt. Wie auch aus dem Absinken der größten Körpermasse eines Ackerindividuums 1999 deutlich wird, erreicht das Wachstum in einer „Sättigungskurve“ voraussichtlich den für diese Population von *Pelobates fuscus* (genetisch ?) vorgegebenen Sollwert der Körpergröße (vgl. auch Kap. 11.5).

Aus den Abb. 4.3.5 und 4.3.11 läßt sich die eben beschriebenen Dynamik noch einmal einander gegenübergestellt erkennen. Dabei wird vor allem deutlich, daß bei den durchschnittlichen Körpermassewerte die Zuwachskurven beider Populationsteile nahezu parallel übereinander verlaufen und sich die Differenz von etwa 20 % über den gesamten Untersuchungszeitraum fortsetzt.

Zwar ergeben sich bei der Aufstellung der KRL-Entwicklung ebenfalls für den gesamten Zeitraum geringere Werte der Bracheindividuen, doch ist - im Gegensatz zur Betrachtung der Körpermasse - die Differenz zum einen nicht so groß, zum anderen zeigt sich ein stetiger Annäherungsprozeß der beiden Kurven um jeweils knapp 1,4 % pro Jahr.

Die Begründung hierfür ist zum einen in den absolut geringeren KRL-Werten der Brachetiere zu suchen, die somit noch das größere Zuwachspotential besitzen. Darüber hinaus erreichen die Brachetiere den sommerlichen Schwellenwert zur Teilnahme am Laichgeschäft erst zu einem späteren (Alters-) Zeitpunkt bzw. nach dem ersten Ablichten weit seltener als die Ackertiere (vgl. Kap. 6.4), weshalb sie in diesem Fall ein verstärktes Längenwachstum aufweisen. Nach KUHN (1994a) muß bereits im Sommer eine „Größenschwelle“ des Individuums erreicht sein, damit es zu einer Reifung der Ovarien kommen kann. Liegt diese körperliche Konstitution bis zum „Stichtag“ (noch) nicht vor, so wird das Weibchen erst im darauffolgenden Jahr geschlechtsreif und hat somit mehr Zeit für körperliches Wachstum. Es wird somit also letztendlich größer bzw. länger als für die geschlechtliche Reifung notwendig gewesen wäre.

Auch aus dem Konditionsindex ist ersichtlich, daß der gleichzeitig unverändert hohe Unterschied bei der Körpermasse dazu führt, daß die Bracheweibchen zwar größer, dabei aber immer „schlanker“ werden. Da die Körpermasse der für die Reproduktion entscheidende Wert ist, darf der stärkere Zuwachs der KRL bei den Bracheweibchen nicht positiv überbewertet werden, vielmehr gilt er als deutliches Zeichen dafür, daß die Ernährungssituation, die sich insbesondere in der Wiederkehrate zu einem erneuten Laichgeschäft ausdrückt (vgl. Kap. 6 und 7), auf der Brache nicht optimal ist. Während dieses Kapitel diesen Zustand nur beschreiben kann, werden die wesentlichen Ursachen - wie bereits oben angedeutet - in den folgenden Kapiteln erörtert.

Vergleich mit Literaturangaben

Die oben beschriebenen Daten weisen zwischen den leichtesten Bracheweibchen und den schwersten Ackertieren im Verlauf der vier Jahre eine sehr große Bandbreite auf, so daß ein Vergleich mit Literaturangaben, die sich im Regelfall auf eine geschlossene Population in einem engeren Zeitraum beziehen, schwierig ist. An dieser Stelle sollen daher die Ergebnisse anderer Untersuchungen tabellarisch mit den vorliegenden Daten verglichen werden.

Tab. 4.4.2: Vergleich der ermittelten Körpermasse-Daten mit Literaturangaben

Masse [g]	Acker	Brache	KÖNIG (1989)	NÖL- LERT (1990)	KÖNIG & DIEMER (1992)	BUCK (1993)	WIENER (1995)	JAHN (1998)
min.	10,4	8,0	19	8,0	16 / 16	7	10,7 / 9,3	20,1 / 15,5
Ø	19,04 – 25,71	15,39 – 22,47	37	26,54	21,7 / 21,0	20,59	20,4 / 17,3	32,1 / 31,2
max.	41,4	36,1	55	39,0	28 / 26	32	35,3 / 28,3	43,1 / 40,6

Die in Tab. 4.4.2. dargestellten Vergleiche der Körpermassewerte mit verschiedenen Literaturangaben machen erhebliche Unterschiede deutlich. So lagen die Körpermassewerte der Ackertiere nur bei 50 bis 70 %, die der Brachetiere sogar nur zwischen 42 und 60 % der von KÖNIG (1989) in Rheinland-Pfalz ermittelten Werte, während sich die von BUCK (1993) für eine Population in der Nähe von Hamburg gemachten Angaben im unteren Bereich der hier vorliegenden Analysen finden. Für die Maximalwerte befindet sich die Schapenteich-Population weit unterhalb der von HILDENHAGEN (1986) und KÖNIG (1989), allerdings deutlich über den von WIENER (1995) und KÖNIG & DIEMER (1992) ermittelten Angaben. In keinem Literaturvergleich wurden geringere Durchschnittswerte als auf der hiesigen Brache Fläche 1996 gefunden. Die Ackerweibchen können im Vergleich mit der Literatur somit zumeist im Mittelfeld, die Bracheindividuen hingegen stets im unteren Bereich eingeordnet werden.

An den Zuwachsraten innerhalb der vierjährigen Untersuchung läßt sich die große Bedeutung mehrjähriger Studien erkennen (vgl. Kap. 11.1). Rückschlüsse auf den Zustand einer Fortpflanzungsgemeinschaft und den Vergleich mit Populationen an anderen Standorten, werden anhand der Daten nur eines Jahres zwangsläufig einer sehr hohen Fehlerquelle unterliegen, wie aus der Differenz zwischen 19 und fast 26 g Körpermasse alleine der Ackertiere deutlich wird.

Auch für den Literaturvergleich der Kopf-Rumpf-Länge (Tab. 4.4.3) gelten die für die Körpermasse gemachten Angaben entsprechend. Auch hier gilt, daß die Betrachtung nur eines einzelnen Jahres kaum eine Einordnung im Vergleich mit anderen Population erlaubt. Die Ackerkröten befinden sich wiederum im mittleren, die Brachetiere hingegen im unteren Bereich der Literaturangaben, bei denen beispielsweise kein Zitat gefunden werden konnte, in welchem ein Knoblauchkrötenweibchen mit einer KRL unter 4 cm vermessen wurde.

Tab. 4.4.3: Vergleich der ermittelten Kopf-Rumpf-Länge-Daten mit Literaturangaben

KRL [cm]	Acker	Brache	HILDEN- HAGEN (1986)	NÖL- LERT (1990)	KÖNIG & DIEMER (1992)	WIENER (1995)	KOGOJ (1998)	JAHN (1998)
min.	4,05	3,79	4,8 / 5,6	4,00	4,7 / 5,0	4,06 / 4,04	4,4	5,20 / 4,90
Ø	5,05 – 5,65	4,69 – 5,50	6,33 / 6,59	5,25	5,6 / 5,4	5,05 / 4,89	5,20	6,46 / 5,81
max.	6,48	6,31	7,3 / 7,8	6,65	6,5 / 5,8	6,63 / 5,90	6,6	7,50 / 6,70

Zur KRL muß abschließend erwähnt werden, daß sich diese weit weniger gut zur Abschätzung der Altersstruktur einer Population eignet, als es ihre häufige Verwendung in der Literatur vermuten läßt. Sie allein liefert keine verlässlichen Daten für den Aufbau einer Population (vgl. auch HAGSTRÖM 1977, PLYTYCZ & BIGAJ 1993 für *Bombina variegata*, FRIEDL & KLUMP 1997 für *Hyla arborea*, zit. bei KOGOJ 1998). Die gängige Meinung, daß Körpergröße und Alter streng miteinander korreliert seien, stellen auch HALLIDAY & VERRELL (1988) in Frage und beschreiben, daß die Größe eines Individuums relativ zu seiner Altersklasse wahrscheinlich zum Zeitpunkt der Geschlechtsreife fixiert wird (vgl. auch KOGOJ 1998).

KUHN (1994a) beschreibt sogar, daß Körperlänge und Alter generell nur sehr schwach oder überhaupt nicht korrelieren und die Variationsbreite der morphometrischen Daten weiblicher Erdkröten (*Bufo bufo*) innerhalb einer Population dadurch zustande kommt, daß die oben beschriebenen Schwellenwerte zu unterschiedlichen Zeitpunkten erreicht werden.

Korrelation von Masse und Kopf-Rumpf-Länge

Bei der Korrelation von Körpermasse und KRL zeigte sich eine Spannweite zwischen einem Anstieg der KRL von unter 0,3 mm bis über 1 mm pro Gramm Zuwachs an Körpermasse. Ein Trend zwischen den Weibchen beider Standorte war nicht erkennbar. Hingegen war die deutliche Tendenz stetig abnehmender Zuwachsraten zu beobachten. So bedeutet das - bei den Ackertieren um etwa 28 %, bei den Bracheweibchen um knapp 72 % - regelmäßige Absinken der Steigung der Regressionsgeraden, daß die Individuen gegen Ende der Untersuchung eine wesentlich höhere „Dichte“ als zu Anfang aufwiesen, sie also „massiger“ wurden. Auch diese Auswertung verdeutlicht den Sachverhalt, wonach sich die beiden Populationsteile allmählich dem „Sollwert“ ihrer konstitutionellen Verfassung annähern und die Weibchen nach der Geschlechtsreife das Längenwachstum weitgehend einstellen (vgl. Kap. 6.4).

Die größere Schwankungsbreite der Werte einzelner Individuen auf der Brache drückt sich in dem stetig sinkenden - für 1999 nicht signifikanten - Korrelationskoeffizienten, ebenso wie dem beständig sinkenden Bestimmtheitsmaß aus. Korrelationen von Körpermasse und KRL sind bereits von einigen Autoren durchgeführt worden, wobei der Bezug zumeist auf die KRL erfolgte oder keine Regressionsberechnungen vorgenommen wurden (vgl. ENDEL 1989, NÖLLERT 1990, JAHN 1994; 1998). Durch die vierjährige Dynamik muß auch an dieser Stelle auf den schwierigen Vergleich mit den spärlichen Literaturangaben verwiesen werden.

Morphometrische Daten im Verlauf der jährlichen Anwanderung

Die in Kap. 4.3.5 dargestellten Veränderungen der morphometrischen Parameter im Verlauf der Anwanderungen lassen keine gesicherten Tendenzen für einen der beiden Standorte erkennen. Die im ersten Untersuchungsjahr aufgestellte These, wonach größere und schwerere Knoblauchkröten früher am Laichgewässer eintreffen als die kleineren Individuen, kann durch die Ergebnisse nicht bestätigt werden.

Die Auswertung der an Tagen mit Wanderaktivität registrierten Individuen an der Zahl aller Weibchen dürfte auf der Brache vor allem deshalb niedriger liegen, weil die Gesamtzahl der Tiere hier geringer war. Um die Schwankungen möglichst gering zu halten, wurde dennoch ein Minimum von fünf Tiere für die Auswertung angesetzt, was zwangsläufig dazu führte, daß nur vergleichsweise geringe Anteile der Tiere an diesen Tagen einer erhöhten Aktivität gefunden wurden. Überlegungen zu einer höheren Zahl an einzeln wandernden Bracheindividuen lassen sich daraus nicht ableiten.

4.5 Zusammenfassung

Die Untersuchung der morphometrischen Parameter hat gezeigt, daß die Weibchen des Standorts Acker über den gesamten Zeitraum hinweg höhere Körpermasse- und KRL-Werte aufwiesen als die Brachetiere. In beiden Habitaten stiegen die absoluten Analysedaten kontinuierlich an, wobei die Differenzen hinsichtlich der Körpermasse zwischen den Standorten auf einem nahezu gleichbleibenden Niveau von knapp 20 % verharrten, während sich die durchschnittlichen Kopf-Rumpflängen der Brachetiere stetig denen der Ackerindividuen annäherten.

Der durchgehende Zuwachs der morphometrischen Parameter liegt in dem „Neuaufbau“ der Population und den damit verbundenen unterschiedlichen Altersklassen innerhalb der vier Untersuchungsjahre begründet, deren Reproduktion bis 1993 aufgrund des sehr frühzeitigen Austrocknen des Teiches weitgehend entfiel. Die ermittelten Werte liegen im Vergleich mit Literaturangaben für die Ackertieren (mittlerweile) im mittleren Bereich, während die Größen der Bracheweibchen (noch immer) im unteren Bereich der Literaturdaten zu finden sind.

5. Dynamik während der Laichzeit

5.1 Einleitung

Aufgrund der besonderen Phänologie von Amphibien - insbesondere dem Wechsel zwischen terrestrischen und aquatischen Habitaten – liegen in der Literatur bereits diverse Untersuchungen über den Zeitraum des Gewässeraufenthaltes vor. Dabei spielen Fragen des Laichgeschäftes wie auch der Umweltfaktoren in diesen Gewässern zumeist die entscheidende Rolle, wie Untersuchungen an verschiedenen heimischen Amphibienarten belegen (vgl. EIBL-EIBESFELDT 1955, KUHN 1997 an *Bufo bufo*, THIESMEIER & MUTZ 1997 an *Salamandra salamandra*, FISCHER 1998 an *Rana temporaria* u.a.). In Bezug auf den Laichaufenthalt weiblicher Knoblauchkröten ist insbesondere die Studie von JAHN (1998) über den Einfluß von körperlicher Konstitution und Alter auf die Laichmasse zu nennen.

Für *Pelobates fuscus* gilt dabei nach wie vor die Aussage von JEDICKE (1992), wonach das ökologische Wissen über die Knoblauchkröte besonders rar ist. Die Betrachtung des Einflusses des jeweiligen Landlebensraumes, aus dem die Amphibien zum Laichgeschäft anwandern bzw. in den sie wieder zurückkehren sowie Fragen zu möglichen Unterschieden im Verhalten, vermißt man an der Knoblauchkröte bisher.

Im folgenden werden die Weibchen betrachtet, die in einem Jahr sowohl auf der Laichwanderung zum Gewässer, als auch auf der Rückwanderung vom Gewässer in den betreffenden Landlebensraum gefunden werden konnten. Besonderes Augenmerk wird dabei auf die Vergleiche der körperlichen Konstitution wie auf wanderungsbegleitende Verhaltensweisen gelegt.

5.2 Material und Methoden

Individuelle Ansprache der Knoblauchkröten

Als die unter Freilandbedingungen praktikabelste Methode der individuellen Ansprache einzelner Tiere wurde die zuvor bereits von anderen Autoren (HILDENHAGEN 1986, ENDEL 1989, JEHLE & HÖDL 1998) angewandte Wiedererkennung des Rückenmusters gewählt, die nach DONNELLY et al. (1994) in Bezug auf ihre Zuverlässigkeit analog zu Fingerabdrücken verwendet werden kann. Hierzu wurde das Rückenmuster jedes einzelnen Tieres fotografiert (Abb. 5.2.1) und die Fotos anschließend nach einem im ersten Untersuchungsjahr entwickelten Bestimmungsschlüssel sortiert und verglichen (TOBIAS 1997a).



Abb. 5.2.1: Apparatur zum Fotografieren des individuellen Rückenmusters von Knoblauchkröten (aus TOBIAS 1997a; notiert werden für jedes Foto: fortlaufende Nummer, Geschlecht, Eimerfalle und Fangdatum)

Feststellung der erfolgreichen Teilnahme am Laichgeschäft

Neben der Betrachtung aller Individuen sollen speziell auch die Differenzen von Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge derjenigen Weibchen betrachtet werden, bei denen mit Sicherheit davon ausgegangen werden kann, daß sie erfolgreich am Laichgeschäft teilgenommen haben.

Da hierbei die Masse in weit stärkerem Maße eine Aussage auf das Laichgeschäft zuläßt als die Betrachtung der KRL, wird die prozentuale Massedifferenz bei der Rückwanderung auf die ursprüngliche Masse zum Zeitpunkt der Anwanderung bezogen. In der Literatur wird von nahezu allen Autoren ein auf HILDENHAGEN (1986) zurückgehender Wert von 10 % Massedifferenz zwischen An- und Abwanderung angenommen, ab dem eine erfolgreiche Teilnahme am Laichgeschäft als gesichert gilt. Für die vorliegende Arbeit soll, wie in Kap. 5.4.1 ausgeführt wird, ein Mindestwert von 15 % Körpermasseverlust angesetzt werden.

5.3 Ergebnisse

Im folgenden werden die durchschnittliche Aufenthaltsdauer am Gewässer, die Differenzen von Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge zwischen Hin- und Rückwanderung sowie der prozentuale Anteil der zu beiden Zeitpunkten registrierten Tiere an der Gesamtzahl aller Hinwanderer betrachtet.

Die in Tab. 5.3.1 dargestellten Ergebnisse lassen eine durchschnittliche Verweildauer am Teich von knapp zwei Wochen (13,6 Tagen) erkennen. Der Stichprobenumfang lag bei den Ackerweibchen zwischen 4 und 87 Tieren, woraus sich eine Schwankung des prozentualen Anteils der ausgewerteten Tiere an der Zahl der Gesamtfänge um den Faktor 10 (zwischen 3,2 und 31,2 %) ergibt.

Die Differenz der Körpermasse zeigte für die ersten beiden Jahre einen durchschnittlichen Verlust von 18 %, während dieser in den beiden Folgejahren mit 26,3 bzw. 28,1 % etwa 1,5-fach darüber lag. Bei den absoluten Werten wurden Verlustraten zwischen 3,9 und 7,2 g bei einem Mittelwert von 5,6 g beobachtet. Für die KRL ergab sich zwischen Hin- und Rückwanderung eine mittlere Abnahmerate von 0,2 cm bzw. 3,7 %.

Tab. 5.3.1: Mittlere Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz sowie Anteil an der Gesamtzahl der auf der Hin- und Rückwanderung registrierten Weibchen des Standorts Acker von 1996 bis 1999

Acker	Aufenthaltsdauer [Tage]	Masse – Differenz		KRL – Differenz		Anzahl Individ. n =	% aller Anwanderer
		[g]	[%]	[cm]	[%]		
1996	14,8	- 4,38	- 18,05	- 0,36	- 6,03	4	3,2
1997	13,4	- 3,90	- 18,01	- 0,05	- 0,83	87	26,0
1998	9,8	- 6,99	- 28,11	- 0,15	- 2,72	69	31,2
1999	16,2	- 7,17	- 26,34	- 0,30	- 5,25	17	11,0

Tab. 5.3.2: Mittlere Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz sowie Anteil an der Gesamtzahl der auf der Hin- und Rückwanderung registrierten Weibchen des Standorts Brache von 1996 bis 1999

Brache	Aufenthaltsdauer [Tage]	Masse – Differenz		KRL – Differenz		Anzahl Individ. n =	% aller Anwanderer
		[g]	[%]	[cm]	[%]		
1996	6,3	- 3,2	- 15,9	- 0,04	- 0,9	3	10,3
1997	18,7	- 3,5	- 18,59	- 0,08	- 1,45	11	18,0
1998	11,2	- 3,78	- 19,93	- 0,14	- 2,72	6	10,0
1999	keine Tiere gefunden					0	0

Für die Brachekröten ergab sich bei der Betrachtung des durchschnittlichen Aufenthalts (Tab. 5.3.2) mit 12,1 Tagen ein ähnlicher Wert wie bei den Ackertieren, wenn auch hier die Schwankungsbreite etwas höher lag. Aus den weit geringeren Stichproben - 1999 konnte kein Individuum gleichermaßen auf der Hin- wie auf der Rückwanderung registriert werden - errechnete sich ein Anteil von durchschnittlich 12,8 % an der Gesamtzahl aller im Frühjahr angewanderten Bracheweibchen.

Die Massedifferenzen lagen bei durchschnittlich 3,5 g absolut bzw. 18,1 % und somit etwas niedriger als bei den Ackerindividuen. Für die Kopf-Rumpf-Länge errechnete sich eine mittlere Verlustrate zwischen Hin- und Rückwanderung in Höhe von 0,09 cm bzw. 1,7 %.

Abschließend sollen aus den vorherigen Auswertungen an dieser Stelle die Unterschiede der Körpermasseverluste derjenigen Tiere beider Lebensräume verglichen werden, die aufgrund einer Gewichtsabnahme während des Gewässeraufenthaltes in Höhe von mindestens 15 % mit Sicherheit am Laichgeschäft teilgenommen haben (Tab. 5.3.3).

Tab. 5.3.3: Mittlerer prozentualer Körpermasseverlust der am Laichgeschäft beteiligten Weibchen (mind. 15 % Körpermasseverlust) beider Standorte zwischen Hin- und Rückwanderung in Prozent

	Acker	Brache
1996	-29,8 %	-19,7 %
1997	-24,6 %	-26,6 %
1998	-30,2 %	-25,7 %
1999	-29,8 %	-

Für die ablaichenden Ackerweibchen konnte eine mittlere Gewichtsabnahme von 28,6 %, bei den Brachekröten ein Wert von 24 % ermittelt werden. Die Körpermassedifferenz lag bei den Ackerindividuen 1996 und 1998 bis zu 10 % über derjenigen der Brachetiere, die im zweiten Jahr ein etwas höheres Niveau als jenes der Ackerweibchen erreichte.

Der Anteil der am Laichgeschäft teilnehmenden Individuen überwog bei den Ackerexemplaren mit 75,5 % um mehr als 20 % gegenüber dem Wert von 54,5 % bei den Brachetieren (vgl. Anhang, Kap. 14.3).

5.4 Diskussion

5.4.1 Methodenkritik

Individuelle Ansprache anhand des Rückenmusters

Zu Beginn der Untersuchung wurden Überlegungen zur Methode der individuellen Wiedererkennung von Amphibien angestellt (vgl. TOBIAS 1997a; d), wobei die - auch in neueren Untersuchungen - häufig verwendete Phalangenamputation (vgl. FERNER 1979, SCHÄFER 1993, KUHN 1994b, KNEITZ 1998 u.a.) aus Gründen des Tierschutzes, die Verwendung von Telemetriesendern oder Transpondern aus finanziellen Gründen abgelehnt wurde.

Die beschriebene Methodik zur individuellen Ansprache von Knoblauchkröten anhand des jeweiligen Rückenmusters gehört mittlerweile zu einem feldherpetologischen Standardverfahren. Da das Muster bereits bei frisch metamorphosierten Individuen ausgebildet ist und sich im Verlaufe des Wachstums nicht verändert (vgl. NÖLLERT 1990), entspricht es den Anforderungen an die langfristige Markierung, für die BLAB (1986) als Bedingungen angibt, daß jedes Individuum eindeutig wiederzuerkennen sein und die Markierungsmethode auch unter Freilandbedingungen durchführbar sein muß, ausreichende Populationsgrößen erfaßt werden können und die Mortalitätsrate nicht erhöht werden darf.

Die bei der Entwicklung des Bestimmungsschlüssel 1996 eingehend diskutierten Vor- und Nachteile (TOBIAS 1997a) gelten für den folgenden Zeitraum entsprechend. Im Rahmen dieser Untersuchung ergab sich eine Gesamtzahl von 1.657 untereinander abzugleichenden Fotos weiblicher Individuen.

Die angewandte Methodik erwies sich aufgrund der großen Zahl an Fotos zwar als zeitaufwendig, aber sehr sicher anwendbar. Während der Auswertung mußten 9 Abbildungen aussortiert werden, da das Rückenmuster aufgrund der geringen Fotoqualität infolge schlechten Wetters, nicht erkennbar war. So kann aus eigenen Beobachtungen bestätigt werden, daß Knoblauchkröten während des Wasseraufenthaltes oder bei großer Nässe leicht nachdunkeln (*fuscus* – [gr.] braun, dunkel), so daß Färbung oder Zeichnungsmuster kaum mehr zu erkennen sind (WERNER 1897, zit. bei NÖLLERT 1990). Weitere 8 Tiere wurden im Freiland versehentlich nicht fotografiert, so daß insgesamt 17 Abbildungen (~ 1 % der Gesamtzahl) nicht ausgewertet werden konnten. Inklusive möglicherweise falsch sortierter Fotos, die in der Regel spätestens bei der Analyse der registrierten Daten hätten „aufliegen“ müssen, dürfte die Fehlerquote bei etwa 2 % liegen, was im Rahmen einer mehrjährige Freilanduntersuchung einen annehmbaren Wert darstellt.

Feststellung der erfolgreichen Teilnahme am Laichgeschäft

Die in der vorliegenden Untersuchung als Richtwert für eine gesicherte Teilnahme am Laichgeschäft angenommene Körpermassedifferenz von mindestens 15 % ergibt sich aus der Tatsache, daß der aktuelle Wassergehalt von Amphibien entscheidenden Einfluß auf die gemessene Körpermasse hat (vgl. DUELLMAN & TRUEB 1994, HOFRICHTER 1998). Zwar läuft die Frühjahrswanderung vorwiegend bei feuchter Witterung ab, doch können die Kröten ihren Körperwassergehalt nach beendeter Hibernation erstmals wieder während des Laichaufenthaltes im Gewässer maximieren. Der von den meisten Autoren ohne eigene Diskussion verwendete, durchgängig auf HILDENHAGEN (1986) zurückgehende Grenzwert von 10 % sollte insbesondere aufgrund des hiesigen Vorkommens kleinerer und leichter Tiere erhöht werden, da diese infolge der bei geringem Körpervolumen vergleichsweise großen Hautoberfläche ihren Wassergehalt relativ schnell ausgleichen. Auch durch den veränderten Habitus der am Laichgeschäft beteiligten Weibchen erwies sich ein Wert von 15 % Masseverlust zwischen Hin- und Rückwanderung dabei als realistische Mindestgrenze.

5.4.2 Ergebnisdiskussion

Morphometrische Parameter

Bei der Betrachtung der morphometrischen Parameter zwischen An- und Abwanderung ist für den gesamten Zeitraum gleichermaßen gültig, daß die relativen Abnahmen der KRL stets unterhalb der Werte für die Körpermasse und die Differenzen bei den Ackerindividuen im allgemeinen deutlich über denen der Brachekröten lagen, was auf den größeren Masseanteil der reifen Eier vor der Laichzeit zurückzuführen ist. Die Verringerung der KRL erfolgt aufgrund des zuvor stärker gedehnten Körpers nach der Laichzeit zwar ebenfalls in Abhängigkeit von der abgelegten Laichmenge (vgl. HILDENHAGEN 1986), allerdings in weit geringerem Maße.

Die ermittelten Differenzen entsprechen in etwa den Angaben von JAHN (1998), die Werte zwischen -15,5 % und -44,4 % ($\bar{\sigma} \sim 30$ %) Körpermasseverlust durch die Laichabgabe beschreibt. Auch die von KOGOJ (1998) mit einem Durchschnitt von 28,2 % sowie HILDENHAGEN (1986) mit 25 bis 27 % ermittelten Werte liegen in dem genannten Bereich. Wiederum befinden sich die Brachetiere (~ 18 %) im Vergleich mit Literaturwerten weit niedriger als die Ackertiere. Das zumeist deutlich erhöhte Laichgewicht und der weit höhere Anteil der am Laichgeschäft teilnehmenden Ackertiere ergibt sich durch die verbesserte körperliche Konstitution der Weibchen an diesem Standort. Zur Erklärung dieses Phänomens soll auch an dieser Stelle auf die Kap. 8 bis 10 verwiesen werden.

Ein zwischenzeitlicher Körpermassezuwachs infolge großer Nahrungsaufnahme zwischen dem Verlassen des Gewässers und der Registrierung am Fangzaun ist eher unwahrscheinlich. Für die Brache gilt dieses aufgrund der sehr geringen räumlichen Distanz und der hohen Konkurrenz zu anderen Amphibienarten im direkten Umfeld des Teiches, für die Ackerindividuen können insbesondere der hohe Grundwasserstand in Teichnähe sowie die dichten, den Beutefang hindernden Strukturen des breiten Sumpfgürtels angeführt werden. Für den - räumlich wie zeitlich - geringen Zwischenraum muß ein möglicher Massezuwachs an dieser Stelle deshalb für keinen der beiden Populationsteile diskutiert zu werden.

Aufenthaltsdauer

In Bezug auf die Aufenthaltsdauer am Gewässer lassen sich für die beiden Populationsteile keine deutlichen Unterschiede oder Trends erkennen, vielmehr dürfte die Länge dieses Zeitraums von den jeweiligen Witterungsbedingungen abhängig sein. Die Anmerkung von JAHN (1994), daß Fanganlagen mit größeren Abständen zum Gewässerrand automatisch zur Ermittlung deutlich längerer Gewässeraufenthalte führen, dürfte selbst bei dem Rückwanderzaun der Ackerfläche mit einer - im Vergleich zum Brachezaun - bis zu fünffachen Entfernung vom Teich keine große Relevanz besitzen, wie die Daten der einzelnen Jahre erkennen lassen. Die als minimale Aufenthaltsdauer ermittelten Werte von nur einem Tag bei am Laichgeschäft beteiligten Weibchen deuten vielmehr auf eine sehr zügige Wanderung über die zwischen Gewässer und Straßenzaun liegenden Ackerfläche hin.

Auch die in der Literatur angegebenen Werte zur Aufenthaltsdauer schwanken zum Teil recht erheblich. So fand ENDEL (1989) mittlere Werte zwischen 21,4 und 25,4 Tagen, KOGOJ (1998) stellte durchschnittlich 24,6 Tage fest. JAHN (1994) gibt als kürzeste Aufenthaltsdauer einen, für den längsten Zeitraum 16 Tage an. NÖLLERT (1990) fand mittlere Werte von 12,6 bis 17,1 Tagen. Die in dieser Untersuchung ermittelten Zeiträume liegen somit im Rahmen der auch an anderen Populationen gefundenen Werte. Statistische Abhängigkeiten zwischen Aufenthaltsdauer im Gewässer und Masseverlust bzw. Anwanderungsgewicht ließen sich dabei - nicht zuletzt aufgrund der begrenzten Zahl an Brachetieren - nicht errechnen.

Wiederfangrate, Mortalität und Teilnahmequote am Laichgeschäft

Mit Ausnahme der geringen Stichprobe 1996, kehrten prozentual weit mehr Tiere in das Agrarökosystem Acker zurück als auf die Brache, woraus sich für jene Weibchen nicht nur die höhere Laichabgabe, sondern gleichermaßen auch eine geringere Mortalitätsrate während des Gewässeraufenthaltes ergibt. Während KOGOJ (1998) vermutet, daß für die Weibchen die Wahrscheinlichkeit innerhalb des vergleichsweise kurzen Aufenthaltes zu sterben, sehr gering ist, wurde des öfteren beobachtet, daß nur ein geringer Teil der angewanderten Weibchen bei der Rückwanderung in den Landlebensraum wiedergefunden werden konnte (vgl. TOBIAS 1997d). So berichtet NÖLLERT (1990), daß zwischen 12,5 % und 42,9 % der Weibchen verschiedentlich nicht wieder abwanderten. Für Erdkrötenweibchen (*Bufo bufo*) ermittelte KUHN (1994a) Werte zwischen 15 und 35 % und zitiert GITTINS (1983), der angibt, daß 28 % das Laichgewässer nicht mehr verließen sowie FELDMANN (1986), der im Vergleich zur Anwanderung ebenfalls deutlich geringere Rückwanderquoten beschrieb. DUELLMAN & TRUEB (1994) zitieren aus einer Untersuchung von BERGER & MICHALOWSKI (1963), die eine Überlebensrate von 48,3 % der jungen Weibchen von *Pelobates fuscus* ermittelten.

Verglichen mit diesen Literaturangaben liegen die hier ermittelten Mortalitätsraten insbesondere am Standort Brache erstaunlich hoch. Mögliche Erklärungen könnten neben dem Prädatorendruck im oder direkt am Gewässer auch das Ertrinken der Weibchen aufgrund einer Vielzahl klammernder Männchen sein (vgl. SACHER 1987, NÖLLERT 1990). Letzteres ist aufgrund der hohen Anteile an Weibchen (vgl. Kap. 3) für die untersuchte Population allerdings unwahrscheinlich. Vielmehr muß der erhebliche Energieverlust durch die Laichabgabe als Ursache für die erhöhte Mortalität angeführt werden. Dieser Aspekt würde außerdem für die von KUHN (1994a) für Erdkrötenweibchen dargestellten Beobachtungen sprechen, wonach die nicht an der Reproduktion teilnehmenden Individuen solange in der Winterruhe verharren, um Energiereserven zu schonen, bis eine Ernährung aufgrund höherer nächtlicher Temperaturen von über 12° C wieder durchgängig möglich ist. Die Mortalitätsrate dieser Tiere dürfte demnach weit geringer als bei den Individuen sein, die zum gleichen Zeitpunkt am Laichgeschäft teilnehmen.

Zwar muß auch die nur partielle Absperrung des Schapenteiches als Ursache für die geringen Raten wiedergefundener Tiere angeführt werden, doch selbst wenn deshalb die vergleichsweise geringeren Wiederfangraten nicht sämtlich durch die hohe Mortalität während der Laichzeit zu erklären sind, werden die qualitativen Unterschiede zwischen den beiden Standorten doch sehr deutlich. Dieses gilt vor allem für das Jahr 1999, in dem von immerhin 43 angewanderten Bracheweibchen nicht ein einziges Tier wiedergefunden werden konnte. Die größere „Fitness“ der Ackerexemplare muß auch hier als wesentliche Ursache angesehen werden.

Abschließend soll noch ein witterungsabhängiger Einfluß erwähnt werden, der zum Teil für die geringen Wiederkehraten im Jahr 1996 verantwortlich ist. Für sehr zeitig an das Gewässer wandernde Individuen besteht bei plötzlichen Kälteeinbrüchen die Gefahr des Erfrierens (vgl. TOBIAS 1997d), da sich trockene, frostfreie Verstecke innerhalb des nassen Sumpfgürtels nicht finden lassen. Da die Tiere physiologisch aber bereits auf das Laichgeschäft eingestellt sind, wandern sie nicht zurück und können auch möglicherweise für die Hibernation produzierte „Frostschutzmittel“ nicht mehr einsetzen.

Die abschließend zu beurteilende Teilnahmequote am Laichgeschäft beläuft sich - nimmt man das erste Untersuchungsjahr infolge der geringen Stichprobe aus der Wertung heraus - auf 84 % für die Acker- bzw. 65 % für die Brachekröten. Der Vergleich mit Literaturangaben zeigt auch hier, daß die Ackertiere in dem von HILDENHAGEN (1986) beschriebenen, mit 85 bis 93 % recht hohen Bereich anzusiedeln sind. Dem hingegen liegen die Bracheweibchen in etwa auf dem von JAHN (1994) mit nur 52 bis 69 % ermittelten niedrigen Niveau. Zieht man hier zum Vergleich ebenfalls die jeweilige körperliche Konstitution heran, so zeigt sich, daß auch die kleineren Tiere von JAHN eine relativ geringe Laichbeteiligung, die extrem großen Tiere der Population von HILDENHAGEN hingegen sehr hohe Raten aufwiesen.

5.5 Zusammenfassung

Die Aufenthaltsdauer am Laichgewässer sowie die Veränderungen der untersuchten morphometrischen Parameter der Weibchen beider Standorte wurden untereinander verglichen. Die Ackerkröten wiesen dabei die absolut wie relativ höheren Ablaichgewichte, den höheren Anteil der am Laichgeschäft beteiligten Individuen sowie die insgesamt niedrigere Mortalität auf, was insbesondere eine Auswirkung der besseren körperlichen Konstitution ist. Die ermittelten Ergebnisse befinden sich im Vergleich mit Literaturangaben im mittleren bis unteren Bereich für die Brache-, im mittleren bis oberen Bereich für die Ackertiere.

6 Vergleich aufeinanderfolgender Anwanderungen

6.1 Einleitung

Da allgemein der Bestand und das Verhalten der weiblichen Individuen für das Überleben und die Entwicklung einer Population von entscheidender Bedeutung ist, wurde – in Anlehnung an die vielbeachtete Studie über Lebensgeschichte und Demographie weiblicher Erdkröten (*Bufo bufo*) von JOACHIM KUHN (1994a; 1997) - die Wanderungsstetigkeit bzw. Rückkehrquote der Knoblauchkrötenweibchen in den Jahren 1996 bis 1999 bestimmt.

Anhand des im Laufe der Entwicklung unverändert bleibenden Rückenmusters jedes einzelnen Tieres konnte den Fragen nach der Stetigkeit der individuellen Laichwanderung über mehrere Jahre hinweg nachgegangen werden. So war es möglich, die Lebenszyklen einzelner Tiere - insbesondere deren Veränderungen hinsichtlich Morphometrie und Phänologie - im zeitlichen Verlauf mehrerer Jahre zu beobachten.

6.2 Material und Methoden

Die für die folgenden Auswertungen herangezogenen Untersuchungsmethoden wurden bereits in den vorangegangenen Kapiteln (morphometrischen Parameter in Kap. 4.2, individuelle Wiedererkennung in Kap. 5.2) beschrieben.

In den Tabellen werden die Differenzen der ermittelten Werte einzelner Individuen bei nachfolgenden Anwanderungen analysiert. Als Differenz der Anwanderzeitpunkte wird dabei beschrieben, inwieweit ein bestimmtes Tier mehrmalig im gleichen Zeitraum anwanderte bzw. keine Stetigkeit hinsichtlich des Zeitpunktes der Wanderaktivität zeigte. Dabei werden sowohl das Datum als auch die bereits in Kap. 4.2.3 erwähnten „Aktivitätstage“ betrachtet. Als ein minimaler Wert von Null wird dabei ein Tier vermerkt, das in beiden Jahren an demselben Datum bzw. dem gleichen Aktivitätstag (beispielsweise jeweils dem 15. Tag mit Wanderaktivität) gefangen wurde. Analog dazu kann anhand des Parameters „Differenz - Anwanderstelle“ die Orts- und Richtungstreue einzelner Individuen über mehrere Jahre hinweg festgestellt werden.

6.3 Ergebnisse

6.3.1 Dynamik morphometrischer und phänologischer Parameter

In Tab. 6.3.1 sind die mittleren Unterschiede von Anwanderzeitpunkt und Fundort sowie Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge der jeweiligen Hinwanderungen der drei Vergleichszeiträume (1996/1997), (1997/1998) sowie (1998/1999) dargestellt.

Aus der Betrachtung der Zeitpunkte ergab sich eine durchschnittliche Differenz von 15 Tagen bei den Datumsangaben, bei der Analyse der Aktivitätstage ein Wert von knapp 9 Tagen. Für die räumlichen Abweichungen der Anwanderorte während zweier Anwanderungen zeigte sich eine kontinuierliche Abnahme von 66 m im ersten auf 52 m im letzten Zeitraum (Ø 58,7 m).

Tab. 6.3.1: Mittlere Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Acker (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres)

Acker	Differenz Anwanderzeitpunkt [Tage]		Differenz Anwanderstelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Individuen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
96 / 97	13	8	66	4,23	25,4	0,31	6,2	16
97 / 98	15	9	58	4,43	24,0	0,40	7,9	53
98 / 99	17	9	52	2,29	10,3	0,26	5,0	32

Die Veränderung der mittleren Körpermasse lag in den ersten beiden Zeiträumen auf annähernd gleichem Niveau von 4,3 g bzw. 24,7 %, während sie in der letzten Periode auf etwa die Hälfte absank (Tab. 6.3.1). Die Differenzen der KRL schwankten um einen Mittelwert von 0,32 cm bzw. 6,4 %. Als durchschnittlicher Stichprobenumfang ergab sich ein Wert von 34 Tieren, wobei eine Schwankungsbreite um den Faktor 3,3 zu vermerken war.

Für die Brachetiere (Tab. 6.3.2) ergab sich hinsichtlich der Anwanderzeitpunkte ein minimaler Unterschied von einem Tag bei der Betrachtung des Datums, für die Analyse der Aktivitätstage hingegen eine Spannbreite von 3 bis 11 Tagen (Ø 7,3). Die mittlere räumliche Abweichung zwischen den Fundstellen betrug 25 Meter.

Tab. 6.3.2: Mittlere Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Brache (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres)

Brache	Differenz Anwanderzeitpunkt [Tage]		Differenz Anwanderstelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Individuen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
96 / 97	16	3	27	5,53	48,9	0,44	10,1	4
97 / 98	17	11	20	2,69	17,0	0,37	7,8	7
98 / 99	16	8	28	3,92	20,3	0,39	7,5	5

Der mittlere Körpermassezuwachs schwankte innerhalb der drei Zeiträume um ein Mittelmaß von etwa 4 g bzw. 28,7 % recht deutlich (Tab. 6.3.2). Die Betrachtung der KRL-Werte zeigte eine durchschnittliche Zuwachsrate von 0,4 cm bzw. 8,5 % von einer auf die nächste Anwanderung. Der Stichprobenumfang lag mit 5,3 Individuen um den sechsfachen Wert niedriger als bei den Ackerweibchen.

6.3.2 Differenz morphometrischer Parameter in Abhängigkeit der Konstitution während der ersten Anwanderung

Im folgenden sollen die Differenzen der in nachfolgenden Jahren registrierten morphometrischen Werte in Bezug zur körperlichen Konstitution der Knoblauchkrötenweibchen zum Zeitpunkt des Erstfanges gesetzt werden. Die Auswertungen der Einzeljahre finden sich im Anhang (Kap. 14.4).

Körpermasse

Die in Tab. 6.3.3 dargestellten Ergebnisse belegen deutlich, daß die Zuwachsraten um so höher ausfielen, je geringer die Körpermasse der Individuen zum Zeitpunkt des Erstfanges gelegen hatte. So konnte in der Größenklasse von 10 bis 15 g Körpermasse von einem auf das nächste Jahr eine Zuwachsrate von 47 % errechnet werden, während bei Weibchen der höchsten Klasse während der zweiten Fangs sogar geringere Werte (- 2,7 %) ermittelt wurden.

Tab. 6.3.3: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Acker (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
96 / 97	-	37,13	28,21	18,10	3,00	-
97 / 98	-	47,03	33,25	17,32	- 2,72	- 2,70
98 / 99	-	-	19,49	9,57	9,32	5,53

Tab. 6.3.4: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Brache (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
96 / 97	102,30	61,00	10,60	21,80	-	-
97 / 98	-	21,50	19,48	-	-	-
98 / 99	-	-	22,38	-	-	12,10

Auch für die Bracheweibchen ergeben sich bei zunächst kleineren Tieren höhere Zuwachsraten von einer zur nächsten Anwanderung (Tab. 6.3.4). Der Maximalwert von über 100 % Körpermassezunahme wurde nur bei einem Individuum beobachtet. Gewichtsverluste wurden bei Brachetieren nicht registriert.

Kopf-Rumpf-Länge

In gleicher Weise ergibt die in Tab. 6.3.5 und 6.3.6 dargestellte Analyse der mittleren KRL-Zuwachsraten in Abhängigkeit der Körperlänge während der ersten Anwanderung für die kleinen Größenklassen weit höhere Werte als für die hohen Klassen, wenn auch die prozentualen Zuwachsraten bei der KRL geringer als bei der Körpermasse sind. Ein „negatives“ Wachstum konnte wiederum nur für die Ackertiere ermittelt werden.

Tab. 6.3.5: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Acker (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
96 / 97	7,10	9,81	8,43	- 2,90	1,15	0,50	-
97 / 98	12,26	8,78	7,96	6,79	4,70	- 7,20	-
98 / 99	10,60	6,30	6,33	4,43	3,26	3,96	1,65

Tab. 6.3.6: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Brache (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
96 / 97	16,35	3,30	-	4,40	-	-	-
97 / 98	8,80	10,60	3,40	-	-	-	-
98 / 99	-	5,10	9,85	7,80	-	-	4,80

6.3.3 Vergleich der Konditionsindizes

Der bereits in Kap. 4 eingeführte Konditionsindex soll an dieser Stelle eingesetzt werden, um nicht nur die rein morphometrischen Veränderungen zwischen zwei nachfolgenden Anwanderungen, sondern die Dynamik der körperlichen Konstitution zu beschreiben.

Tab. 6.3.7: Konditionsindizes KI der Weibchen beider Standorte während zweier aufeinanderfolgender Anwanderungen ($KI = \text{Körpermasse [g]} / \text{KRL}^3 [\text{mm}] \times 10^6$) nach KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987)

Anwanderung	Acker	Brache	Quotient KI Acker - Brache [%]	Quotient Differenz Acker / Brache [%]
1996 / 1997 Differenz KI	147,2	139,6	+ 5,4	
	150,9	148,5	+ 1,6	
	+ 3,7	+ 8,9	- 58,4	
1997 / 1998 Differenz KI	151,2	145,6	+ 3,8	
	146,8	135,8	+ 8,1	
	- 4,4	- 9,8	- 55,1	
1998 / 1999 Differenz KI	147,6	138,4	+ 6,6	
	142,9	133,0	+ 7,4	
	- 4,7	- 5,4	- 13,0	

Die in Tab. 6.3.7 dargestellten Konditionsindizes zeigen, daß die Ackertiere zu jedem Zeitpunkt eine höhere körperliche Konstitution als die Bracheindividuen aufweisen (Spalte „Quotient KI“). Nur im ersten Zeitraum (1996/1997) ist ein absoluter Zuwachs der Indexwerte zu verzeichnen, während sich in den beiden Folgezeiträumen für das jeweils zweite Jahr ein geringerer Wert errechnet (Zeilen „Differenz KI“). Acker- und Brachetiere zeigen hier die gleiche Entwicklung, wobei die Schwankungen von einer zur nächsten Periode bei den Bracheweibchen um bis zu 58 % höher liegen als für die Ackertiere.

6.3.4 „Wiederkehrer“ im Verlauf von vier Jahren

In den folgenden Darstellungen werden die zuvor nur für zwei direkt aufeinanderfolgende Anwanderungen ausgewerteten Ergebnisse im Verlauf aller vier Untersuchungsjahre analysiert. Die Säulen in den folgenden Abbildungen entsprechen maßstabsgetreu dem Anteil an Individuen, die als Wiederkehrer eines früheren Jahres ermittelt wurden. Die Prozentangaben beziehen sich dabei auf den Anteil an der Gesamtzahl der 100 %- Säule des jeweils „ersten“ Jahres. Aus der Beschriftung „n“ der Pfeile, die auf ein späteres Jahr zuleiten, ergibt sich die absolute Zahl der wiederkehrenden Individuen.

Aus Abb. 6.3.1 (oben) ist die Wiederkehrrate der Weibchen am Standort Acker zu erkennen. Von den 1996 ursprünglich angewanderten 126 Individuen kamen 16 Tiere (12,6 %) bereits im Folgejahr 1997 wieder an das Laichgewässer. Von diesen wurden 4 Individuen (3,2 %) wiederum im dritten, zwei sogar zusätzlich im vierten Jahr wieder gefangen (1, 6 % der Gesamtzahl des ersten Untersuchungsjahres). Mit fünf Exemplaren wanderten genau 4 % nach einer Unterbrechung 1997 im dritten Jahr erneut zum Gewässer. Von diesen konnte noch ein Tier 1999 registriert werden (0,8 %). Individuen, die nach einer zweijährigen Unterbrechung erst 1999 wieder anwanderten, wurden nicht gefangen.

Ausgehend von den 1997 angewanderten Kröten (Abb. 6.3.1 zentral), zeigt sich, daß mit 45 der zunächst 334 registrierten Individuen im Folgejahr bereits ein Anteil von 13,5 % wiederkehrte. Im letzten Jahr wurden erneut sieben Individuen (2,1 %) gefangen, wobei in beiden Fällen die bereits in der obersten Abbildung aufgeführten vier bzw. zwei Tiere mit einbezogen sind. Zehn Ackerweibchen (3 % der Gesamtzahl von 1997) wurden erst 1999 erneut registriert.

Für den letzten Zeitraum (Abb. 6.3.1 unten) ergibt sich mit 32 der ursprünglich 221 Individuen eine Wiederkehrquote von 14,5 %. Auch hier sind die bereits zuvor erwähnten Tiere mit eingerechnet.

Die analoge Auswertung der Bracheweibchen (Abb. 6.3.2 oben) ergibt von 1996 auf 1997 eine Wiederkehrrate von 13,8 % (4 Tiere), mit einer zweijährigen Unterbrechung konnte ein einzelnes Tier 1999 erneut gefangen werden (3,5 %). Im Gegensatz zu den Ackerweibchen konnten keine drei- oder vierfach wandernden Individuen ermittelt werden. Ausgehend von 1997 (Abb. 6.3.2 zentral) wurden sowohl im Folgejahr, als auch mit einer einjährigen Unterbrechung jeweils 5 Individuen (8,2 %) wiedergefangen. Von den 1998 registrierten insgesamt 60 Kröten wanderten im letzten Jahr nur 3 Individuen (5 %) zum zweiten Mal zum Gewässer.

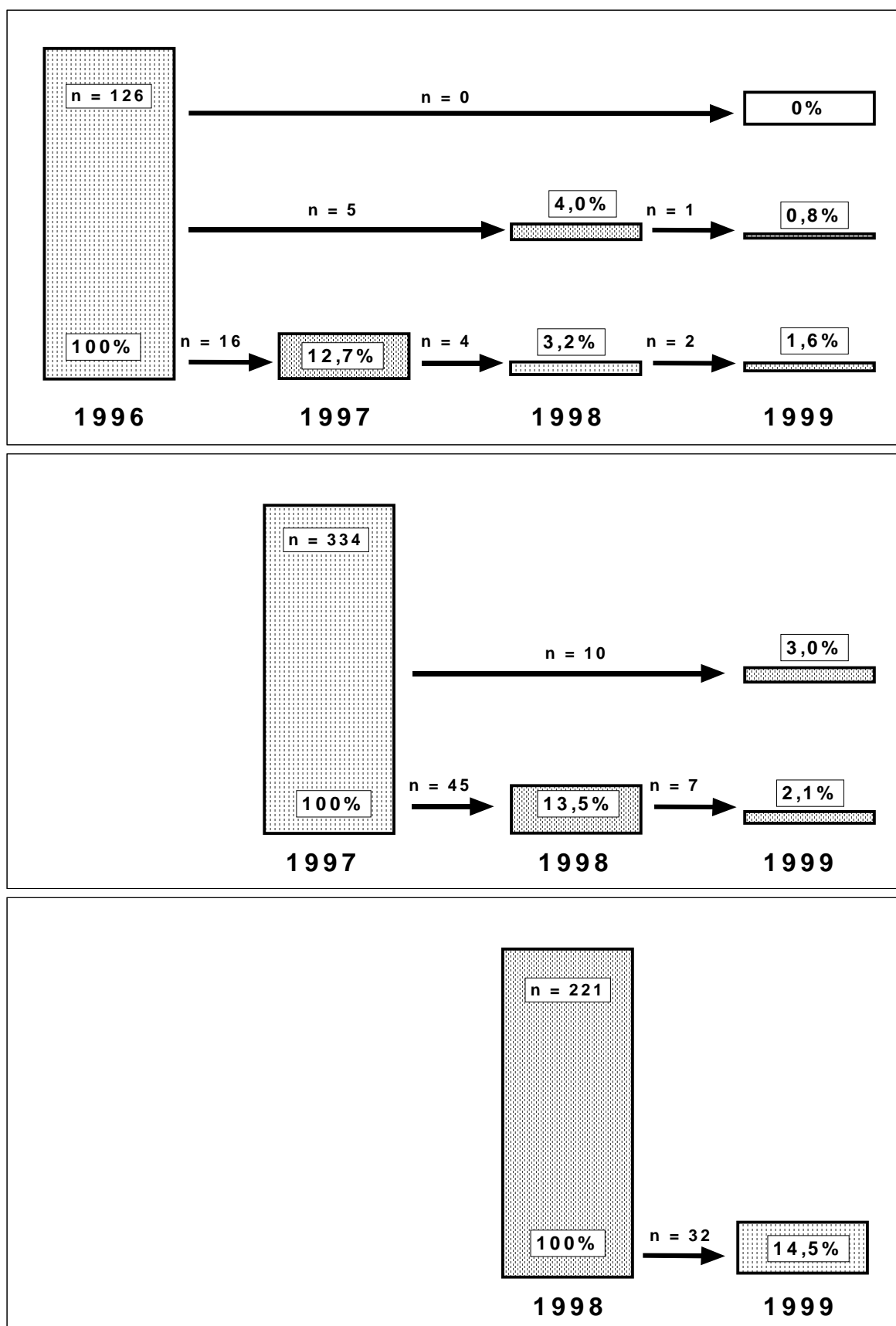


Abb. 6.3.1: Wiederkehrende Weibchen des Standorts Acker im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl der Anwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)

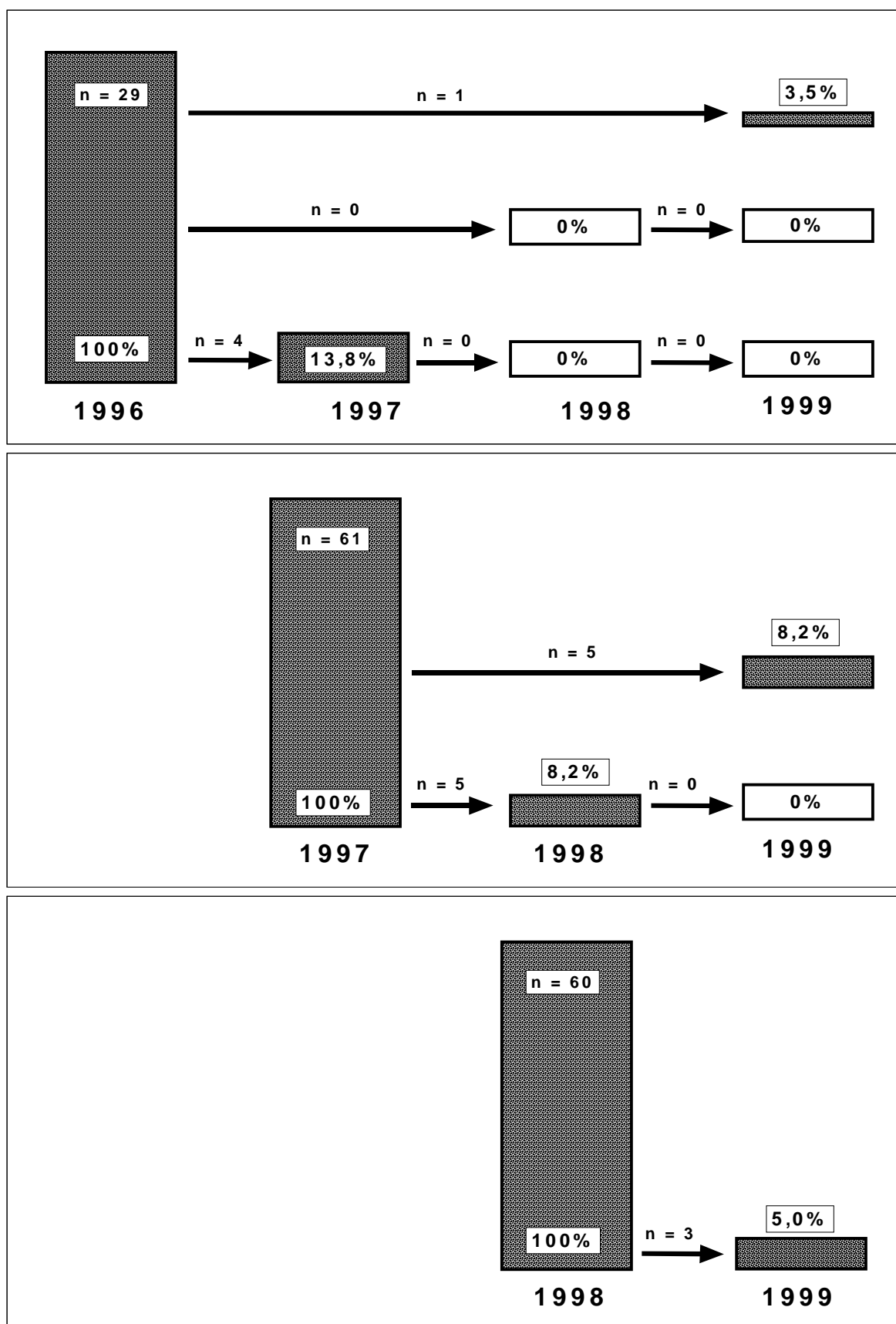


Abb. 6.3.2: Wiederkehrende Weibchen des Standorts Brache im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl der Anwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)

6.3.5 Anteil der „Wiederkehrer“ an der Gesamtzahl eines Jahres

Abschließend soll dargestellt werden, welchen Anteil die mehrmalig anwandernden Individuen an der Gesamtzahl eines Jahres hatten bzw. aus welchen Anteilen sich die Gesamtzahlen der in einem Jahr gefangenen Amphibien zusammensetzten.

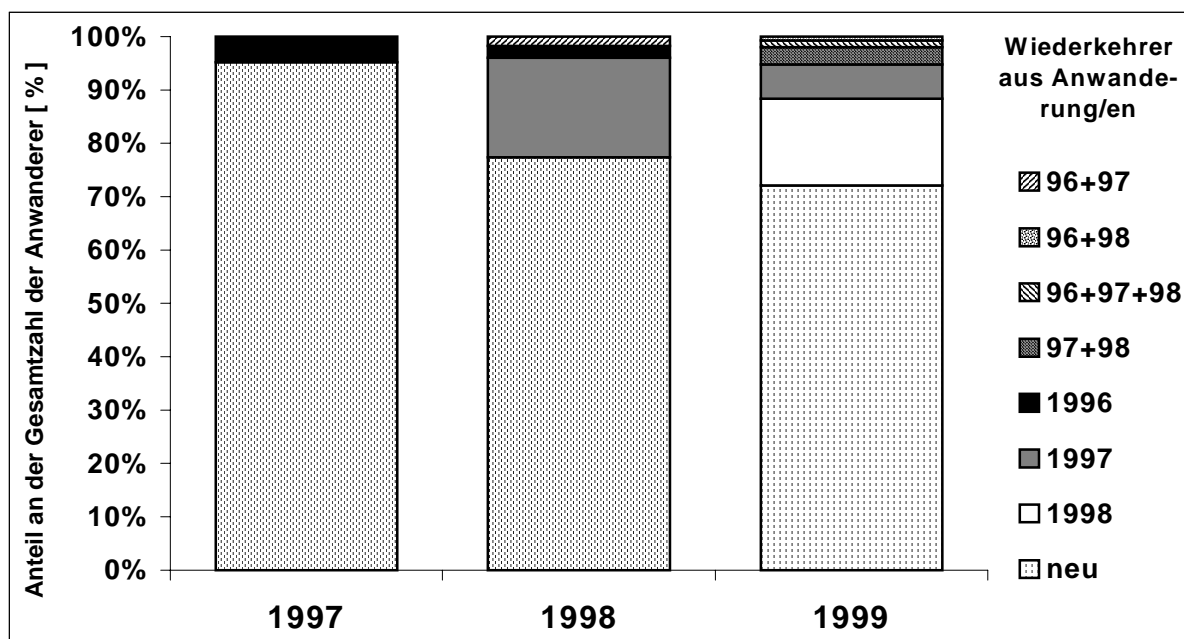


Abb. 6.3.3: Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Acker (in Prozent)

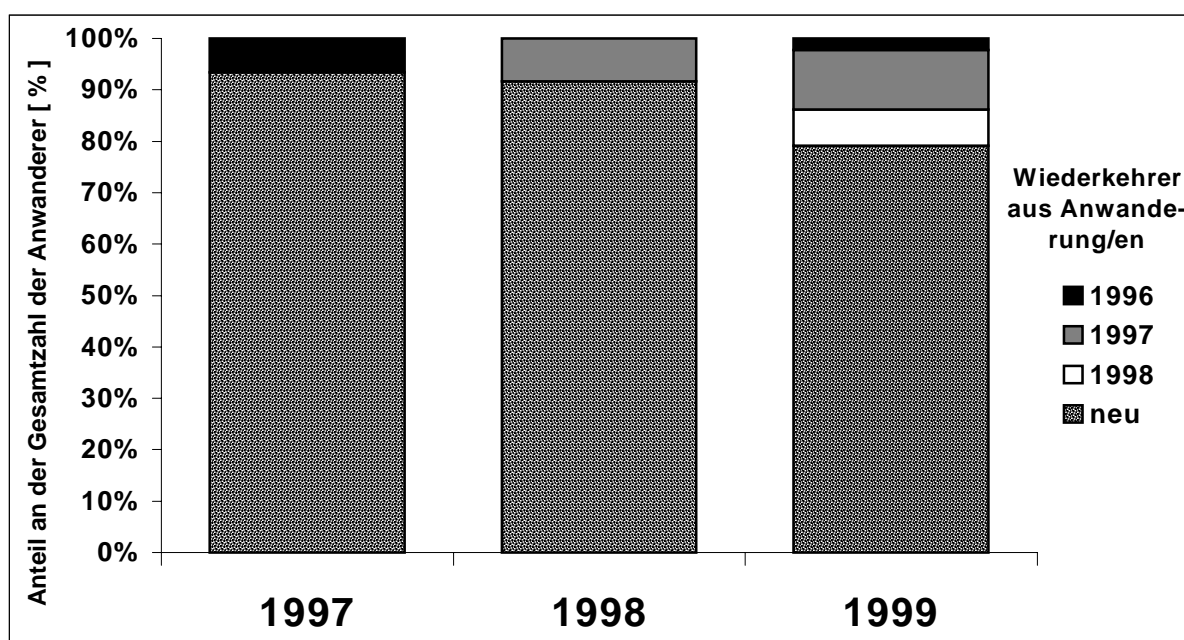


Abb. 6.3.4: Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewandten Weibchen am Standort Brache (in Prozent)

Die in Abb. 6.3.3 dargestellte Zusammensetzung der Gesamtzahlen der gefangenen Ackerweibchen zeigt für das zweite Untersuchungsjahr einen nur geringen Anteil der aus 1996 wiederkehrenden Tiere. Für die beiden letzten Jahre läßt sich hingegen erkennen, daß etwa ein Viertel aller registrierten Tiere bereits in einem früheren Jahr gefangen werden konnte.

Aus Abb. 6.3.4 wird ersichtlich, daß die Anteile der mehrmals angewanderten Bracheweibchen weit geringer als die entsprechenden Werte bei den Ackerindividuen ausfallen. Nur 1999 konnte eine Gesamthöhe der wiederkehrenden Exemplare von etwas über 20 % ermittelt werden.

Im Vergleich beider Standorte zeigt sich zudem eine größere „Vielfalt verschiedener Wiederkehrjahre“ bei den Ackertieren. Während bei diesen durch die mehrfachen Anwanderungen sieben unterschiedliche Kombinationen auftreten, setzt sich der Wiederkehreranteil der Brachekröten überwiegend aus Tieren des jeweiligen Vorjahres zusammen.

6.4 Diskussion

Morphometrische Parameter

Da wesentliche Bewertungen zu Körpermasse und KRL bereits in den beiden vorangegangenen Kapiteln behandelt wurden, erscheint an dieser Stelle vor allem der Vergleich der in Tab. 6.3.1 und 6.3.2 dargestellten absoluten und relativen Änderungen der Körpermasse interessant. Insbesondere bei der Betrachtung der Bracheindividuen zeigt sich dabei eine große Spannweite hinsichtlich der ermittelten Zuwachsraten zwischen zwei aufeinanderfolgenden Anwanderungen. Da diese Tiere im Vergleich mit den Ackerweibchen eine geringere Körpermasse aufweisen, ergeben sich aus vergleichsweise niedrigen absoluten Zuwachsraten entsprechend hohe prozentuale Werte, die für die Zeiträume 1996/1997 sowie 1998/1999 diejenigen der Ackerkröten bei weitem übertreffen. Unterschiedliche Zuwachsraten können dabei auch von Witterungseinflüssen sowie der Ernährungssituation im betreffenden Zeitraum beeinflusst werden.

Diese Ergebnisse korrelieren mit den in Kap. 4 beschriebenen Differenzen und Zuwachsraten, wobei dort die Gesamtheit aller angewandten Weibchen, im vorliegenden Kapitel hingegen nur die Zahl der wiederkehrenden Tiere erfaßt wurde. Da jene am Standort Brache mit maximal 7 Tieren sehr gering war, können die hohen Schwankungen möglicherweise auch auf den geringen Stichprobenumfang zurückgeführt werden.

Die Höhe der Zuwachsraten von Körpermasse und KRL während einer erneuten Anwanderung ergibt sich in Abhängigkeit der körperlichen Konstitution während des Erstfangs, wobei größere Individuen vergleichsweise geringe, ursprünglich kleine Exemplare hingegen recht große Zuwachsraten zeigen. Dieses erklärt sich aus dem allmählichen Erreichen der oberen Größengrenze. Wie zuvor für die Mittelwerte auf Populationsebene beschrieben (vgl. Kap. 4.3.1 und 4.3.2), gilt dieses analog auch für einzelne Individuen.

Negativwachstum

Bei bereits ausgewachsenen, älteren Individuen kann die ermittelte Körpermasse während einer späteren Wiederanwanderung in seltenen Fällen sogar niedriger als zuvor liegen, was von mehreren Autoren als sogenanntes „Negativwachstum“ angesprochen wird (vgl. HAGSTRÖM 1977, FRIEDL & KLUMP 1997, RAYMOND & HARDY 1990, zit. bei KOGOJ 1998). Erklärungsversuche liegen - zumindest für *Pelobates fuscus* - bislang nicht vor. Im folgenden soll daher ein Erklärungsansatz diskutiert werden, der sich aus den vorliegenden mehrjährigen Betrachtungen ergibt.

Die Ursache für ein sogenanntes Negativwachstum liegt in der oben angesprochenen individuellen Wachstumskurve. Ein junges Weibchen erreicht den in Kap. 4.4.2 beschriebenen Schwellenwert zur Teilnahme am Laichgeschäft bei guter Ernährungssituation beispielsweise im Spätsommer des zweiten Jahres und wird somit im dritten Jahr an der Laichwanderung teilnehmen. In diesem Fall werden die Energiereserven ab dem Zeitpunkt, an dem der Schwellenwert erreicht wurde, in die Reifung der Ovarien gesteckt und das Längenwachstum weitgehend eingestellt (vgl. KUHN 1994a). Wird der Schwellenwert aufgrund suboptimaler Bedingungen noch nicht im zweiten Jahr erreicht, so fließt die Energie weiterhin in das Körperwachstum. Die Individuen werden zwar größer, nehmen aber noch nicht als Dreijährige am Laichgeschäft teil, was in Kap. 4.4.2 zur Bewertung der vergleichsweise größeren, aber weniger massigen Bracheweibchen herangezogen wurde.

Für den Fall einer erneuten Anwanderung muß der Schwellenwert nach dem ersten Ablichten innerhalb des Sommers ebenfalls wieder erreicht werden. Da das Körperwachstum beim Erreichen der Geschlechtsreife bereits weitgehend eingestellt wurde, kann - wenn dieses auch nicht bewußt von dem Individuum gesteuert wird - die Energiezufuhr nun zum überwiegenden Teil zur Produktion neuer Ovarien eingesetzt werden, um den Schwellenwert erneut zu erreichen. Hinzu kommt der Aspekt des „Erhaltungsstoffwechsels“. Da das Verhältnis von Körperoberfläche zu Volumen mit zunehmender Körpergröße immer geringer wird und sich die physiologischen Randeffekte an der „Grenzschicht Haut“ somit verringern, nimmt auch der Anteil des Erhaltungsstoffwechsels am Energiebedarf des Individuums stetig ab (vgl. NEVO 1965 für *Bufo viridis* u.a.).

Nimmt man in einem einfachen Rechenbeispiel an, daß ein noch nicht geschlechtsreifes, zweijähriges Weibchen von den - im Zeitraum vor der ersten Erfassung (!) - zur Verfügung stehenden 100 Energieeinheiten 20 Einheiten für den Erhaltungsstoffwechsel, 20 Einheiten für das Wachstum und die restlichen 60 Energieeinheiten für die Reifung der Ovarien aufwendet und damit den Schwellenwert erreicht, so würde es im nächsten Frühjahr an der Reproduktion teilnehmen. Im Folgejahr könnte sich unter suboptimalen Bedingungen die verfügbare Nahrung allerdings stark verringern, so daß eventuell nur noch 60 Energieeinheiten zur Verfügung stehen, wie im folgenden schematisch dargestellt wird (Abb. 6.4.1).

Aufgrund der vorangegangenen Annahmen fällt der Energiebedarf für das Wachstum in diesem Folgejahr heraus. Daneben benötigt der Erhaltungsstoffwechsel statt der vormals 20 Einheiten nur noch 10 Einheiten. Somit stünden von den insgesamt 60 verfügbaren Energieeinheiten genau 50 Einheiten für die Reproduktion zur Verfügung. Dieses wäre zwar eine geringere Menge als im Vorjahr, doch würde sie ausreichen, den beispielsweise bei einem Wert von 40 Energieeinheiten liegenden Schwellenwert für die Reifung der Ovarien zu erreichen.

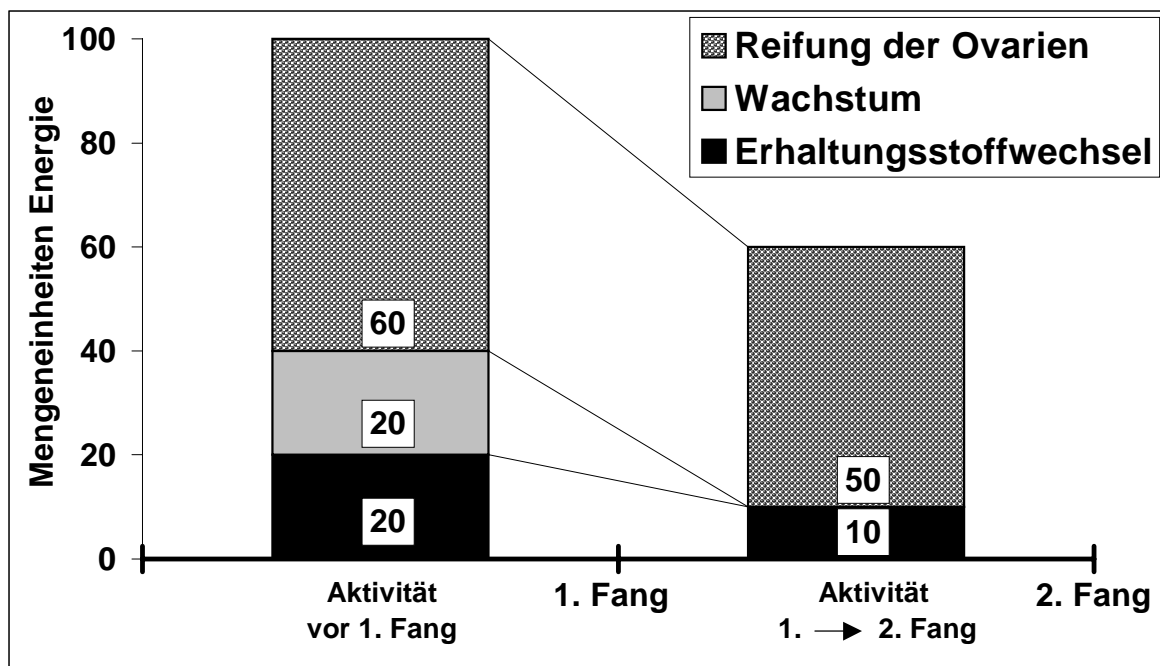


Abb. 6.4.1: Schematisches Erklärungsmodell für „Negativwachstum“

Unter guten Nahrungsbedingungen erscheint die Regeneration innerhalb einer Aktivitätsperiode möglich, würde aber im Fall einer - möglicherweise witterungsbedingt (vgl. KUHN 1994a) - schlechten Ernährungssituation im Normalfall dazu führen, daß nicht genug Energiereserven für eine zweite Reproduktion zur Verfügung stehen (vgl. HEUSSER 1968, HEMMER & KADEL 1972, zit. bei HILDENHAGEN 1986). Dieses scheint für die Brachetiere vorzuliegen, bei denen ein Negativwachstum in keinem Fall beobachtet werden konnte, was dafür spricht, daß die Weibchen den Schwellenwert für eine Wiederanwanderung dort nicht erreichen können. Dieser Aspekt korreliert umfassend mit den niedrigeren Wiederkehrraten der Bracheindividuen und dem vergleichsweise hohen Anteil mehrmalig ablaichender Ackerweibchen. Das erneute Anwandern und Ablichten trotz eines absolut geringeren Gewichtes läßt sich aus dem Schema erklären, wenn auch zu diesem Punkt in der Literatur für Knoblauchkröten noch keine Angaben vorliegen.

Vergleich der Konditionsindizes aufeinander folgender Anwanderungen

Die Bewertung der Konditionsindizes (Tab. 6.3.7) bestätigt die bereits diskutierten Analysen einer verbesserten Ernährungssituation im Agrarökosystem Acker. Der Konditionszuwachs im ersten Zeitraum könnte sich aus der 1996 vergleichsweise hohen Zahl junger Individuen, die trotz Erreichen der Geschlechtsreife neben der Regenerierung des durch die Laichabgabe bedingten Masseverlustes noch ein (geringes) körperliches Wachstum zeigten, erklären lassen. In den beiden folgenden Perioden hingegen lag der jeweilige Index während der zweiten Anwanderung niedriger, was darauf hindeutet, daß die Mehrzahl der wiederkehrenden Weibchen zwar den Schwellenwert erreicht hat, diesen aber nicht in dem Maße „übererfüllen“ konnte, wie auf der vorherigen Anwanderung. Daß für die Index-Berechnung die Höhe der Körpermasse von entscheidender Bedeutung ist, wird durch das ebenfalls verstärkt im zweiten Zeitraum auftretende „Negativwachstum“ verdeutlicht.

Die Analyse der Konditionswerte zeigt zudem, daß die Weibchen, die trotz eines geringeren Konditionsindex erneut an der Laichwanderung teilnehmen, verstärkt am Standort Acker zu beobachten waren. Dieser wies bei wesentlich geringeren Index-Schwankungen auch durchgängig die höheren Konditionswerte auf. Für beide Aspekte muß auch an dieser Stelle die verbesserte Struktur des Landlebensraumes Acker angeführt werden.

Räumliche und phänologische Parameter

Aufgrund der unterschiedlichen Länge der Fangzäune lassen sich die räumlichen Differenzen beider Standorte nicht miteinander vergleichen. Der am Standort Acker stetig sinkende Wert erscheint zufällig, da sowohl die maximalen als auch die minimalen Differenzen relativ konstant blieben (vgl. Kap. 14.4). Das Einprägen der Wanderstrecke („Lerneffekte“) kann weitgehend ausgeschlossen werden, da es sich bei dem Gros der Tiere um erstmals wiederkehrende Individuen handelte. Für die Anpassung an den Lebensraum hinsichtlich des Jagd- und Beutefangverhaltens werden solche Lerneffekte diskutiert und könnten möglicherweise bei häufiger wiederkehrenden Individuen eine Rolle spielen (vgl. ROMANOWSKY 2000).

Die insgesamt erstaunlich geringen räumlichen Abweichungen - insgesamt 12,9 % der Individuen wurde in dem gleichen bzw. dem Nachbareimer gefangen, 41,6 % wiesen eine maximale Abweichung von 30 m auf - lassen zwei mögliche Erklärungen zu. Bei Individuen mit besonders geringen Abweichungen könnte es sich um Kröten handeln, die in unmittelbarer Nähe zum Zaun auf der Ackerfläche verweilen. Dieses würde bedeuten, daß sich Sommer- und Winterlebensraum entsprechen, die Tiere also, nachdem sie auf die Ackerfläche gelangt sind, die gesamte Aktivitätsperiode und Hibernation dort verbringen.

Da der Standort Acker eine Mindestentfernung von etwa 80 m zum Teich hat, die Tiere also diese Strecke erst einmal zurücklegen müssen, bevor sie in „ihren“ Sommerlebensraum gelangen, ist es relativ unwahrscheinlich, daß sie direkt bei Erreichen des Ackers die Rückwanderaktivität einstellen. Dagegen sprechen die – wenn auch nur vereinzelt – in Entfernungen von knapp 600 m gefundenen Individuen (vgl. TOBIAS 1997d) sowie Untersuchungen von PAPENDIECK (2000), der sich mit den nächtlichen Wanderleistungen weiblicher Knoblauchkröten während des Landaufenthaltes beschäftigte. Am Standort Acker konnte er dabei maximale Gesamtwanderleistungen von über 100 m innerhalb von vier Tagen finden. Auch der Maximalwert von 42 m innerhalb einer Nacht zeigt, daß ein Verbleiben an einer engbegrenzten Stelle des Sommerlebensraumes eher unwahrscheinlich ist.

Auch Angaben von STÖCKLEIN (1980), wonach sich der Großteil der Population innerhalb eines 200 m Umkreises zum Gewässer aufhält sowie von JAHN (1994), die einen Radius von 400 m angibt, sprechen für eine gewisse „Streuung“ der Knoblauchkröten auf der Ackerfläche. Selbst wenn Maximalwerte von über 2 km zwischen Landlebensraum und Laichgewässer sowie tägliche Laufleistungen von 450 m möglich sind (BITZ et al. 1996), dürfte sich der überwiegende Teil der vorliegenden Population auf der Ackerfläche im näheren Umfeld von ca. 20 bis 100 m Entfernung zur Straße aufhalten. Aufgrund der im Agrarökosystem Acker hervorragenden Bedingungen für *Pelobates fuscus* ist davon auszugehen, daß die Mehrzahl der Tiere bei der Rückwanderung auf einer - relativ straßennahen - Fläche von etwa 1 bis 3 ha verbleibt (vgl. Kap. 11.3).

Im Zusammenhang der Wanderung beschreibt GLANDT (1986), daß der allgemein für Amphibien lange Zeit als typisch angegebene Modus der saisonalen Wanderungen (Frühjahrswanderung zum Laichgewässer, Rückwanderung in den Sommer- bzw. Winterlebensraum) auf europäischer Ebene in reiner Form nur von der Knoblauchkröte repräsentiert wird. Die Überlegung, daß sich die Tiere nach dem Aufenthalt in einem weiter entfernt gelegenen Sommerlebensraum im Herbst „auf ihrer alten Route“ wieder in Richtung des Gewässers begeben, ist für *Pelobates fuscus* bisher nicht bestätigt und bringt in diesem Zusammenhang auch keine neuen Erkenntnisse. Sie würde gleichermaßen die Orientierungsleistung zum Wiederfinden der ursprünglichen Anwanderstelle voraussetzen.

Die geringen räumlichen Abweichungen deuten - in Kombination mit dem eingegrenzten Lebensraum - auf eine hohe Richtungstreue der weiblichen Knoblauchkröten hin, die in jedem Frühjahr „ihren persönlichen“ Anwanderungsweg zum Gewässer nehmen. Auch KOGOJ (1998) beschreibt *Pelobates fuscus* als eine sehr richtungstreue Art, die geradlinig von ihrem Winterquartier zum Laichgewässer wandert. Die große Orientierungsleistung wird daraus ersichtlich, daß selbst diejenigen Individuen, die in einer vergleichsweise großen Entfernung zum Gewässer wiedergefangen werden, keine proportional höheren Abweichungen zum ersten Fangort aufweisen als die Tiere die in relativer Nähe zum Teich anwandern. Eine Aufstellung dieser Überlegungen ergibt sich aus Abb. 6.4.2, wobei die Rechtsachse den Mittelwert der beiden Eimer in zwei aufeinanderfolgenden Jahren abbildet.

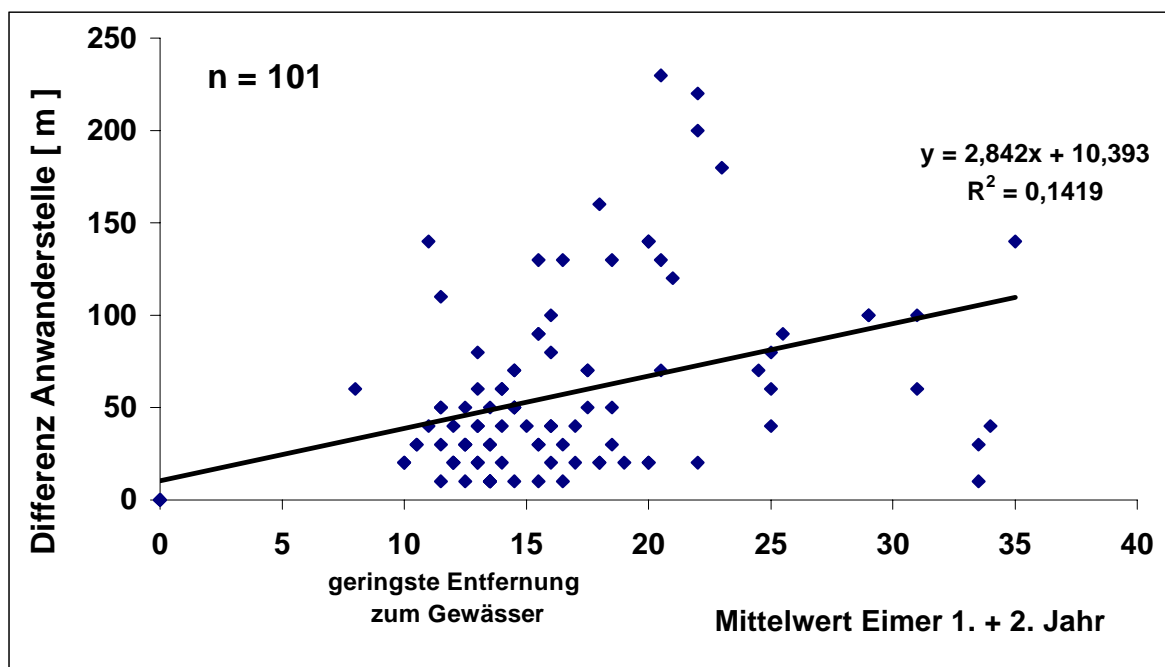


Abb. 6.4.2: Regression zwischen räumlicher Differenz der Anwanderstellen zweier aufeinanderfolgender Jahre und der Entfernung zum Laichgewässer als Mittelwert der Eimer beider Jahre (Zusammenstellung der betrachteten Zeiträume 96/97, 97/98, 98/99)

Aus Abb. 6.4.2 wird ersichtlich, daß sich eine oben beschriebene Hypothese, wonach sich bei zunehmender Entfernung vom Gewässer eine proportional höhere räumliche Differenz zwischen der individuellen Anwanderstelle verschiedener Jahre ergibt, auch statistisch nicht bestätigen läßt ($R^2 = 0,14$).

Die deutliche Häufung im Bereich der geringsten Entfernung zum Gewässer bei gleichzeitig niedriger Abweichung scheint dieses zwar vorzutäuschen, doch liegt in diesem Bereich ohnehin der Schwerpunkt der Einwanderung. Da von den Amphibien bestimmte Geländemarken als Orientierungs- bzw. Attraktionspunkte genutzt werden (vgl. HEUSSER 1963, SINSCH 1990), ließe sich eine rein mathematische Berechnung nur unter der Voraussetzung anstellen, daß das Untersuchungsgebiet gleichförmige Strukturen aufweist. Diese liegen allerdings weder am Standort Brache (Wall mit Baumbestand) noch am Ackerhabitat vor (vgl. Abb. 6.4.3). Zum einen ergibt sich aus den beiden Leitstrukturen Straße und Entwässerungsgraben eine „Trichterform“ in Richtung des Schapenteiches, wie das Fehlen von Kröten in den östlich gelegenen Eimerfallen belegt. Zum anderen werden die Tiere durch die hohe Baumvegetation der gegenüberliegenden Gärten beeinflusst, die etwa auf Höhe der Eimer 10 und 11 eine deutliche Geländemarke zu dem angrenzenden freien Feld bilden (vgl. TOBIAS 1997d).

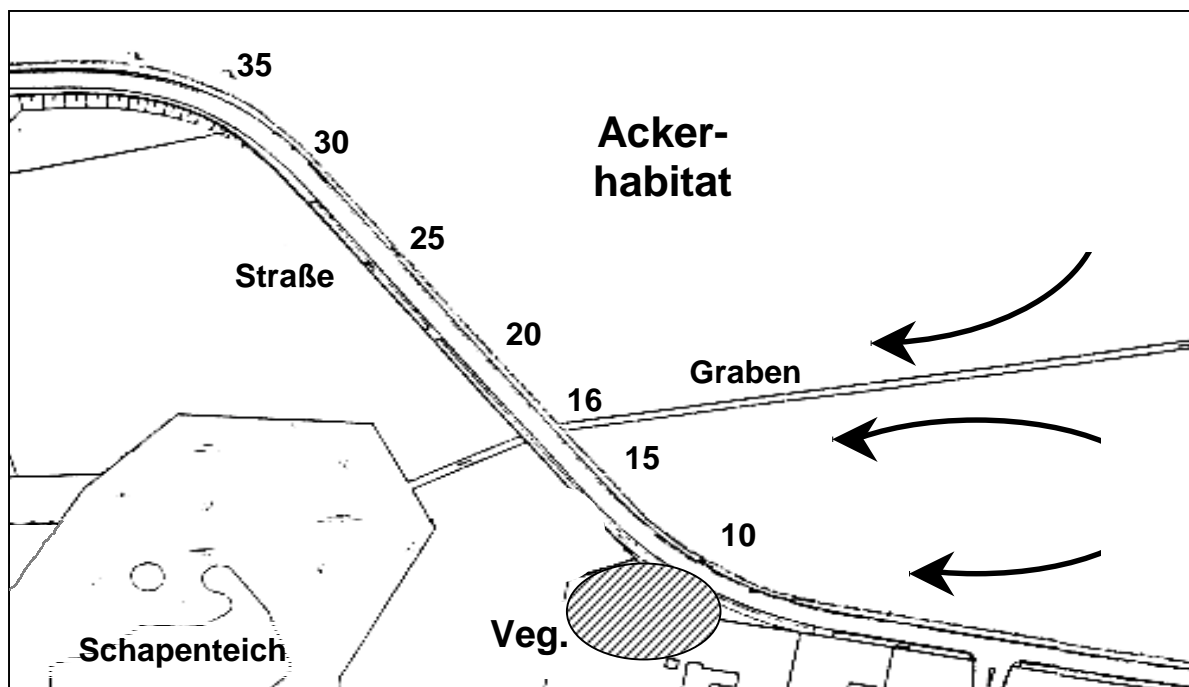


Abb. 6.4.3: Kartenausschnitt der Hordorfer Straße am Standort Acker (Pfeile = „Trichterwirkung“ der Leitlinien Straße und Entwässerungsgraben, Zahlen = Eimernummern der Abb. 6.4.2, schraffierte Fläche Veg. = „Orientierungspunkt“ Gartenvegetation)

Infolge der weniger deutlichen Geländemarken westlich des Drainagegrabens wird die innere Orientierungsleistungen und die daraus resultierende Richtungstreue, die auch von anderen Autoren bestätigt wird (vgl. ENDEL 1989, WIENER 1997a, KOGOJ 1998), noch einmal deutlich. STOEGER & SCHNEEWEISS (1999) sagen für Amphibien allgemein aus, daß sich durch Wiederfänge individuell bekannter Tiere über viele Jahre hinweg die gleichen Wanderkorridore feststellen lassen.

Eine entscheidende Abhängigkeit des Ortes der Wiederanwanderung ist unbestritten von der Stelle gegeben, an der ein Individuum bei der vorangegangenen Rückwanderung gefangen wurde. Diese Aspekte werden in Kap. 7 angesprochen.

Aussagekraft des Parameters „Aktivtage“

Aufgrund der teilweise doch recht stark divergierenden Auswertungen phänologischer Daten zwischen Datumsangabe und Aktivtag (vgl. Tab. 6.3.1 und 6.3.2), soll im folgenden ein Vergleich der Aussagekraft beider Auswertungsmethoden vorgenommen werden.

Tab. 6.4.1: Vergleich der Bandbreite individueller Differenzen zwischen Datum und Aktivitätstag zwischen zwei aufeinander folgenden Anwanderungen

	max. individuelle Differenz zw. zwei Jahren [Tagen]			max. individuelle Differenz zw. zwei Jahren [Tagen]		
	Acker			Brache		
	96/97	97/98	98/99	96/97	97/98	98/99
Datum	24	64	32	17	33	28
Aktivitätstag	16	26	19	5	25	11
Differenz (absolut)	8	38	13	12	8	17
Differenz (prozentual)	150	246	168	340	132	255

Die Gegenüberstellung der individuellen Unterschiede hinsichtlich des registrierten Anwanderdatums bzw. Aktivtages in Tab. 6.4.1 macht deutlich, dass bei der reinen Datumsangaben eine weit größere Bandbreite (Faktor 1,3 bis 3,4) vorliegt. Die Werte der Aktivitätstage, an denen das gleiche Individuum in zwei Jahren gefunden wurde, schwanken hingegen weniger stark. Die Begründung ist dabei weit einfacher zu geben als die Schlußfolgerungen, die sich für die Betrachtung der Phänologie von Amphibien ergeben.

Die Analyse anhand von Aktivitätstagen empfiehlt sich, um einen notwendigen witterungsunabhängigen Parameter anstelle der reinen Datumsangabe zu erhalten. Aufgrund der bei den einzelnen Individuen relativ geringen Abweichung zwischen zwei folgenden Anwanderungen von im Durchschnitt höchstens 11 Tagen und einer Vielzahl an Tieren, die in beiden Jahren an dem exakt gleichen Tag mit Wanderungsaktivität registriert wurde (vgl. Kap. 14.4), sollen im folgenden Überlegungen zur Einbindung der Knoblauchkröte in ein individuelles Zeitschema vorgenommen werden.

Eine vergleichbare Auswertung witterungsunabhängiger Vergleiche liegt meines Wissens in der Literatur noch nicht vor, was einen Vergleich an dieser Stelle verhindert. Zudem sind in den meisten Untersuchungen selbst bei mehrjährigen Studien in der Regel nur die Wanderungsverläufe der Gesamtpopulation bzw. die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen ausgewertet wurden. Auf mögliche individuelle Tendenzen über mehrere Jahre hinweg wurde dabei nicht eingegangen. Dieses verwundert um so mehr, als bisher nur Vermutungen über die Intensität eines Laichwanderungsschemas von *Pelobates fuscus* vorliegen. Die hier vorliegenden Ergebnisse tragen somit einen Teil zur Klärung der Frage bei, mit welcher „Strenge“ Knoblauchkröten in ein bestimmtes Zeitschema eingebunden sind.

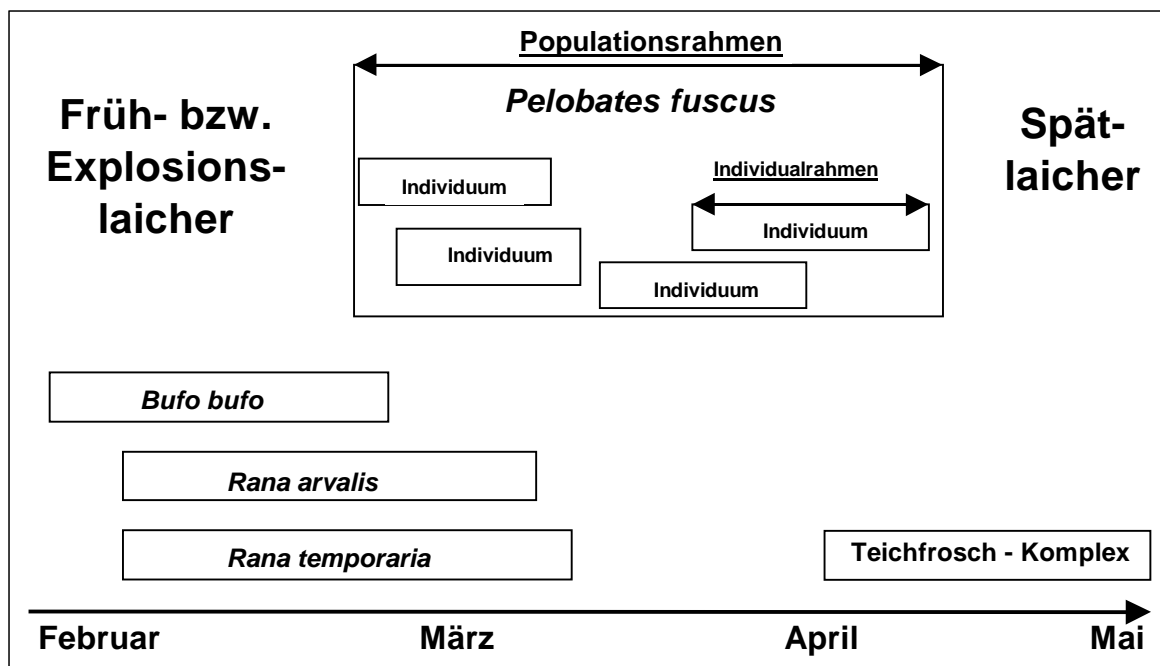


Abb. 6.4.4: Schematisches Erklärungsmodell zur Einbindung der Individuen von *Pelobates fuscus* in ein Wanderungsschema auf Populationsebene

Anhand der Betrachtung der reinen Datumsangaben für die Wanderungsverläufe läßt sich bestätigen, daß die Knoblauchkröte nicht zu den extremen Frühwanderern bzw. Explosionslaichern wie Erdkröte (*Bufo bufo*) oder den Braunfröschen (*Rana spec.*) gehört, sondern als „Populationsrahmen“ einen Zeitraum der Laichwanderung zwischen März und Anfang Mai abdeckt (Abb. 6.4.4). Erst aus der Auswertung der von der Witterung unabhängigen Aktivtage ergibt sich für die einzelnen Exemplare dabei eine individuelle Einbindung in das größere (Populations-) Schema, wobei einige eher zu den früh-, andere zu den spätlaidenden Tieren zu zählen sind („Individualrahmen“).

Vergleich der „Wiederkehrer“

Trotz der deutlich schwankenden Gesamtzahlen der in einem Jahr registrierten Weibchen errechnet sich hinsichtlich des prozentualen Anteils der im Folgejahr wiederkehrenden Ackerindividuen ein leichter Anstieg der Wiederkehrquoten von 12,7 auf 14,5 % (Abb. 6.3.1), während dieser Wert bei den Brachekröten stetig abnimmt (Abb. 6.3.2). Darüber hinaus läßt sich bei den Ackertieren eine vergleichsweise hohe Zahl an mehrfach wiederkehrenden Individuen beschreiben, die am Standort Brache völlig wegfallen (vgl. Abb. 6.3.3 und 6.3.4).

Auch bei dieser Auswertung ist als Ursache der höheren Wiederkehrraten der Ackerkröten deren verbesserte körperliche Konstitution zu nennen. Der leichte Anstieg könnte sich dabei mit dem parallel ansteigenden Verlauf der Wachstumskurve erklären lassen. So verwenden immer weniger Individuen die aufgenommene Energie für weiteres Wachstum, sondern für die Reifung der Ovarien, da ihre „persönliche Maximalgröße“ (längst) erreicht ist. Aufgrund der hervorragenden Nahrungsbedingungen in diesem Lebensraum kann der Schwellenwert für eine erneute Reproduktion somit relativ häufig erreicht werden.

Die geringen Schwankungen lassen außerdem darauf schließen, daß der Standort Acker, trotz der Einflüsse durch die Bewirtschaftung (vgl. Kap. 7.4.2), über Jahre hinweg einen weitgehend gleichmäßigen und stabilen Lebensraum darstellt. Als wesentliche Größe sind hierbei die Strukturen des Agrarökosystems Acker zu nennen, die erst durch die ständige Bewirtschaftung erhalten bzw. stetig neu geschaffen werden. Bedingt durch den Aufwuchs und die Ernte der Getreidekulturen zeigen sich auf der Ackerfläche weit stärkere Veränderungen in der Struktur des Lebensraumes als im Agrarökosystem Brache. So liegen zur Zeit der Frühjahrswanderung nahezu vegetationslose Flächen vor, auf denen sich bis zum Sommer dichte Pflanzenbestände entwickeln. Durch die Ernte werden diese innerhalb kürzester Zeit völlig zerstört, so daß im Herbst wieder mehr oder weniger vegetationsfreie Oberflächen vorliegen. Da sich diese Entwicklung in den einzelnen Jahren allerdings nahezu gleichförmig vollzieht (vgl. Kap. 2.3), können sogar spezielle Anpassungen der Jagdstrategie an den jeweiligen Lebensraum beobachtet und im Versuch nachgewiesen werden (ROMANOWSKY 2000).

Die Vermutung, daß für die geringeren Wiederkehrraten der Bracheindividuen erneut die suboptimale (Nahrungs-) Situation des dortigen Sommerhabitats verantwortlich ist, wird auch durch die Befunde von KUHN (1994a) an Erdkrötenweibchen gestützt. Dieser beschreibt, daß die schlechteren Ernährungsbedingungen im Landlebensraum vermutlich bewirken, daß ein größerer Teil der Weibchen im folgenden Jahr noch nicht wieder am Laichgeschäft teilnehmen könnte. Inwiefern höherer Prädations- oder Konkurrenzdruck zu anderen Amphibien zum stetigen Absinken der Wiederkehrraten geführt haben mag, kann nicht quantifiziert werden. Daneben könnte auch die geringe Stichprobe eine mögliche Ursache der prozentualen Schwankungen sein.

Im Vergleich mit der Literatur liegen die in dieser Population ermittelten Wiederkehrraten eher im unteren Bereich. So kehrten bei NÖLLERT (1990) 18,9 % der Weibchen im Folgejahr zurück, ENDEL (1989) konnte sogar eine Rate von fast 39 % ermitteln, die sie allerdings als geringe Wiederfangrate einstuft und neben der Mortalität vor allem einen mehrjährigen Wanderzyklus als Ursache annimmt. WIENER (1997a) beschreibt einige Jahre später für den gleichen Standort Wiederfangraten zwischen 18,5 % und 40,3 % (\bar{x} 31,7 %), wobei 6,5 % aller Wiederkehrer eine zwischenzeitliche Unterbrechung einlegten. JAHN (1998) konnte nur für 4 % der Weibchen eine mehrmalige Laichabgabe nachweisen.

Für drei verschiedene Populationen von *Bufo bufo* ermittelte KUHN (1994a; 1997), Wiederkehrquoten zwischen 4,9 % und 25,9 %, wobei die Schwankungsbreite nicht nur zwischen den Populationen, sondern auch in mehrerer Jahren am gleichen Standort erheblich größer als bei der betrachteten Population von *Pelobates fuscus* waren. READING (1989, zit. bei KUHN 1994a) beschreibt, daß 85 % seiner untersuchten Erdkröten nur in einer einzigen Saison am Laichgeschäft teilnahmen, weniger als 4 % in drei aufeinanderfolgenden Jahren registriert werden konnten.

Als Begründung für recht niedrige Wiederkehrquoten weiblicher Knoblauchkröten vermuten HILDENHAGEN (1986), BAUMANN (1997) und STÖCKLEIN (1980) vor allem eine hohe Mortalität. Da für den Standort Acker allerdings nachgewiesen werden konnte, daß bei besserer Ausstattung des Landlebensraumes auch die Wiederkehrrate gegenüber den Tieren eines suboptimalen Habitats steigt, kann das Argument der Mortalität alleine nicht mehr Bestand haben.

Anteil der „Wiederkehrer“ an der Gesamtzahl

Aufgrund der - zumindest bei den Ackerindividuen vorliegenden - großen Vielfalt an „Kombinationen“ wiederkehrender Individuen (vgl. Abb. 6.3.3 und 6.3.4), läßt sich die Vermutungen bestätigen, daß für *Pelobates fuscus* kein geregelter Wander- bzw. Wiederkehrzyklus vorliegt, sondern Umweltfaktoren wie Witterung, Lebensraumstruktur, Konkurrenz und insbesondere Nahrungsangebot, gegenüber endogen gesteuerten Prozesse überwiegen.

Zwar wird mit etwa 80 % die übergroße Mehrzahl der in einem Jahr registrierten Weibchen als „Neuankömmlinge“ vermerkt, doch ergeben sich aus den 20 % wiederkehrenden Individuen wichtige Konsequenzen für Artenschutzmaßnahmen. So wird seit längerem diskutiert, ob Amphibienfangzäune an Straßen auf der Rückwanderung überhaupt aufgebaut werden sollten, da ihre Kosten-Nutzen-Analyse zumeist vernichtend ausfällt. Nicht nur sind Material und Aufbau teuer, insbesondere ist die mühselige Kontrolle bis in den Frühsommer extrem (zeit-) aufwendig und motivierte Helfer sind schwer zu finden. Dagegen muß allerdings gestellt werden, daß ein Großteil der Tiere auf der Rückwanderung – aufgrund des (mikroklimatischen) Attraktionspunkts Straße - Opfer des Straßenverkehrs werden könnte und somit für spätere Reproduktionen ausfiele. Die Gesamtzahl der am Laichgeschäft beteiligten Weibchen würde im folgenden Jahr somit um über 10 % niedriger liegen, eine Verlustrate, die das Überaltern oder den Einbruch ganzer Populationen mittelfristig beschleunigen könnte. Eine wesentliche Hilfestellung für Empfehlungen des angewandten Amphibienschutzes sollten hier computergestützte Modellberechnungen der Populationsdynamik geben, wobei die zur Fütterung solcher Simulationsprogramme notwendigen Daten nur im Rahmen mehrjähriger Studien zu ermitteln sind.

6.5 Zusammenfassung

Die umfangreiche Analyse mehrerer aufeinanderfolgender Anwanderungen zum Laichgewässer macht deutlich, daß auch hier erhebliche Unterschiede zwischen den Weibchen der beiden Agrarökosysteme bestehen. So liegen nicht nur die mehrjährigen Wiederkehrraten am Standort Acker höher, auch weisen diese Individuen eine bessere körperliche Konstitution als die Bracheweibchen auf, wofür erneut die offensichtlich besseren (Nahrungs-) Bedingungen des Landlebensraumes als wesentliche Ursache anzusehen sind.

Die erstaunlich geringen räumlichen wie zeitlichen Differenzen zwischen zwei Anwanderungen des gleichen Tieres deuten - im Rahmen der Gesamtpopulation - auf ein individuell ausgeprägtes Wanderungsschema von *Pelobates fuscus* hin. Für das vielfach beobachtete Phänomen des „Negativwachstums“ wird ein Erklärungsmodell diskutiert, welches auf dem Erreichen eines „energetischen Schwellenwertes“ für eine erneute Reproduktion aufbaut.

7 Vergleich von Rückwanderungen mit folgenden Anwanderungen

7.1 Einleitung

Analog zu den Betrachtungen des vorangegangenen Kapitels soll an dieser Stelle die Rückkehr eines Individuums in den Landlebensraum mit der darauffolgenden Wiederkehr zum Laichgewässer analysiert werden. Der „Kreis“, der sich aus An- und Rückwanderung in Kap. 5 sowie mehrerer Anwanderungen in Kap. 6 aufgebaut hat, wird somit geschlossen.

Neben den Veränderungen der morphometrischen Parameter werden Fragen der räumlichen Abweichung zwischen Rück- und folgender Anwanderung, des zeitlichen Aufenthaltes im Landlebensraum sowie der Wintermortalität behandelt. Insbesondere wird abschließend auf die Einwirkungen der landwirtschaftlichen Bewirtschaftung eingegangen.

7.2 Material und Methoden

Für die vorliegende Analyse gelten sämtliche Angaben zur Verwendung bestimmter Untersuchungsmethoden entsprechend den Beschreibungen der vorangegangenen Kapitel, weshalb im folgenden auf eine Beschreibung und Methodenkritik verzichtet wird.

7.3 Ergebnisse

7.3.1 Dynamik morphometrischer und phänologischer Parameter

Im folgenden werden die mittlere Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, die räumlichen Abweichungen des Fangortes zwischen Rück- und Anwanderung, die Differenzen von Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie die Anzahl der Individuen dargestellt.

Als durchschnittliche Dauer des Aufenthaltes im Landlebensraum ergibt sich für die Ackertiere (Tab. 7.3.1) ein Wert von 339 Tagen bei einer Schwankungsbreite von eineinhalb Wochen. Die mittlere räumliche Abweichung der beiden Fangeimer beträgt 62 m. Im Schnitt konnten - bei einer Schwankungsbreite um den Faktor 14 - etwa 19 Tiere ausgewertet werden.

Die Zuwachsraten der Körpermasse weisen Mittelwerte von 7,7 g bzw. 46,6 % auf, wobei ein stetiger Anstieg der absoluten Werte von über 86 % zu verzeichnen ist. Für die Kopf-Rumpf-Länge errechnet sich eine mittlere Zunahme von 0,38 cm bzw. 7,5 % bis zur nachfolgenden Anwanderung. Der stetige Zuwachs über die drei betrachteten Zeiträume beträgt in diesem Fall 35,5 %.

Tab. 7.3.1: Mittlere Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Masse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Acker (bezogen auf die jeweils vorangegangene Rückwanderung)

Acker	zwischen-zeitlicher Land-aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An-wander-stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi-viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
96 / 97	334	73	5,03	31,3	0,31	6,4	3
97 / 98	345	54	8,58	53,8	0,41	8,3	43
98 / 99	338	58	9,39	54,8	0,42	7,8	12

Aus den in Tab. 7.3.2 aufgeführten Werten der Brachekröten errechnet sich, wie zuvor bereits für die Ackerindividuen, eine durchschnittliche Aufenthaltsdauer im Landhabitat von 339 Tagen, wenn auch hier die Spannweite mit 37 Tagen deutlich höher lag. Die räumliche Differenz betrug im Mittel 48 m. Es konnte nur ein vergleichsweise geringe Stichprobe von durchschnittlich 3,7 Tieren für diese Auswertungen herangezogen werden. Die Körpermasse zeigte mittlere Zuwachsraten von 5,8 g bzw. 42,4 %. Bei der KRL errechnete sich eine durchschnittliche Größenzunahme von 0,37 cm bzw. 7,9 %.

Tab. 7.3.2: Mittlere Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Masse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Brache (bezogen auf die jeweils vorangegangene Rückwanderung)

Brache	zwischen-zeitlicher Land-aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An-wander-stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi-viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
96 / 97	316	63	5,13	48,4	0,26	6,5	3
97 / 98	353	20	6,08	40,3	0,52	10,7	6
98 / 99	347	60	6,30	38,6	0,34	6,5	2

7.3.2 Differenz morphometrischer Parameter in Abhängigkeit der Konstitution während der Rückwanderung

Körpermasse

Aus der in Tab. 7.3.3 für die Ackerweibchen dargestellten Abhängigkeit der Zuwachsrate der Körpermasse zwischen Rückwanderung in den Landlebensraum und nachfolgender Anwanderung lässt sich - analog zu der Analyse in Kap. 6.3.2 - ein geringerer prozentualer Zuwachs für die höheren Größenklassen erkennen.

Für die in Tab. 7.3.4 beschriebenen Ergebnisse der Weibchen des Standorts Brache ergibt sich eine sehr ähnliche Betrachtung.

Tab. 7.3.3: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Acker (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
96 / 97	-	11,80	40,80	-	-	-
97 / 98	-	68,23	51,54	21,68	-	-
98 / 99	-	80,00	53,28	35,50	-	-

Tab. 7.3.4: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Brache (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
96 / 97	100,00	22,65	-	-	-	-
97 / 98	-	52,13	28,50	-	-	-
98 / 99	-	-	38,60	-	-	-

Kopf-Rumpf-Länge

Die Aufstellung der KRL-Zuwachsraten der Agrarökosysteme Acker (Tab. 7.3.5) und Brache (Tab. 7.3.6) läßt den bereits zuvor beschriebenen höheren Zuwachs der während des Erstfangs kleineren Tiere auch an dieser Stelle erkennen.

Tab. 7.3.5: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Acker (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
96 / 97	6,60	6,30	6,30	-	-	-	-
97 / 98	15,76	8,60	10,87	4,84	5,70	-11,40	-
98 / 99	-	10,10	10,07	7,10	6,35	6,10	-

Tab. 7.3.6: Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Brache (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent

	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
96 / 97	10,10	- 0,80	-	-	-	-	-
97 / 98	14,35	13,40	11,00	-	-	-	-
98 / 99	-	-	5,70	7,20	-	-	-

7.3.3 Vergleich der Konditionsindizes

Zum Abschluß der morphometrischen Betrachtungen werden im folgenden die Konditionsindizes der Weibchen beider Standorte während der Rück- bzw. der folgenden Wiederanwanderung miteinander verglichen.

Tab. 7.3.7: Konditionsindizes KI der Weibchen beider Standorte während der Rück- bzw. nachfolgenden Anwanderung ($KI = \text{Körpermasse [g]} / KRL^3 [\text{mm}] \times 10^6$) nach KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987)

Rück- bzw. folgende Anwanderungen	Acker	Brache	Quotient KI Acker - Brache [%]	Quotient Zuwachs Acker / Brache [%]
1996 / 1997 Differenz KI	139,0	132,4	+ 5,0	- 53,2
	152,2	160,6	- 5,2	
	+ 13,2	+ 28,2		
1997 / 1998 Differenz KI	121,6	131,1	- 7,2	+ 708,3
	147,1	134,7	+ 9,2	
	+ 25,5	+ 3,6		
1998 / 1999 Differenz KI	112,6	115,4	- 2,4	+ 154,3
	137,6	131,6	+ 4,6	
	+ 25,0	+ 16,2		

Wie Tab. 7.3.7 zeigt, unterschieden sich die Ergebnisse des ersten Zeitraumes von den Berechnungen der übrigen Perioden. Wie aus der Spalte „Quotient Zuwachs“ ersichtlich wird, lag der Zuwachs des Konditionsindex bei den Ackertieren in diesen um den Faktor 1,5 bzw. 7 höher. Die Ackertiere zeigten in diesen Zeiträumen einen während der Rückwanderung deutlich niedrigeren Konditionsindex, während der folgenden Anwanderung hingegen weit höhere Werte (Spalte „Quotient KI“).

7.3.4 „Wiederkehrer“ im Verlauf von vier Jahren

Ähnlich wie in Kap. 6.3.4 sollen im folgenden die mehrjährigen Vergleiche zwischen den Rück- und nachfolgenden Anwanderungen betrachtet werden.

Die in Abb. 7.3.1 (oben) dargestellten Ergebnisse zeigen, daß von den 1996 zurückgewanderten zehn Ackerweibchen vier Tiere (40 %) einmalig im nächsten Frühjahr wiedergefangen wurden. Ein Individuum wurde nach einer einjährigen Unterbrechung in den beiden letzten Jahren erneut registriert (jeweils 10 %).

Mit 41 Individuen wurde mehr als ein Viertel der 1997 zurückgewanderten 160 Tiere im Folgejahr wiedergefangen (Abb. 7.3.1 zentral). Drei Tiere (1,9 %) daraus konnten zusätzlich, drei weitere Individuen nach einer einjährigen Unterbrechung im Jahr 1999 erneut registriert werden. Für den letzten Zeitraum ergibt sich mit 12 der ursprünglich 110 auf der Rückwanderung gefangenen Knoblauchkröten eine Wiederkehrtrate von 10,9 %.

Aus den in Abb. 7.3.2 dargestellten Wiederkehraten der Bracheweibchen geht hervor, daß von den insgesamt 22 im ersten Untersuchungsjahr zurückgewanderten Tieren nur zwei Individuen (9,1 %) im Folgejahr einmalig wiedergefangen werden konnten. Mit fünf der 1997 registrierten 35 Weibchen kehrten im Folgezeitraum 14,3 % zurück, zwei weitere Tiere wurden nach einer einjährigen Unterbrechung 1999 erneut gefangen. Vier der insgesamt 28 abgewanderten Weibchen von 1998 wurden im letzten Jahr erneut registriert (14,3 %).

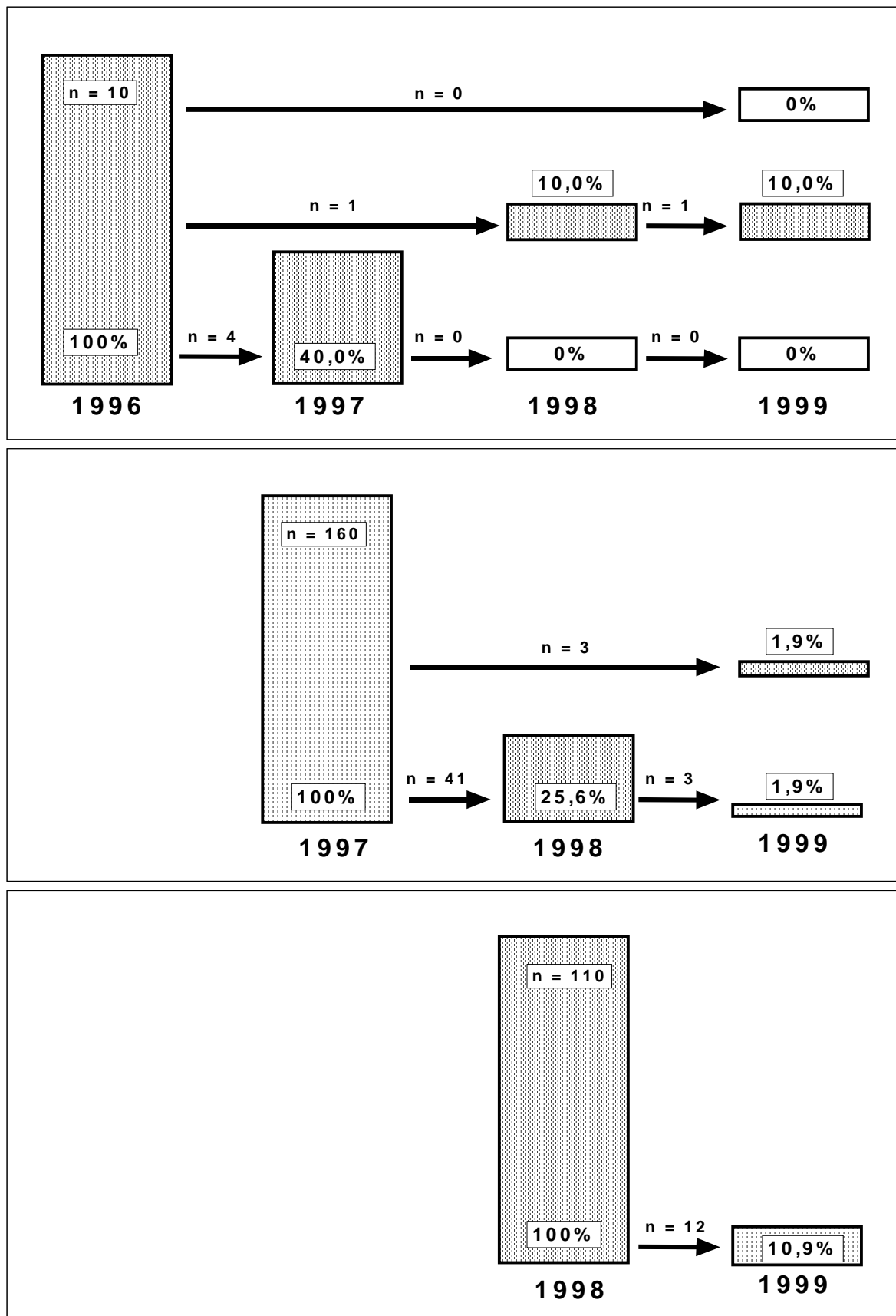


Abb. 7.3.1: Wiederkehrende Weibchen des Standorts Acker im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl aller Rückwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)

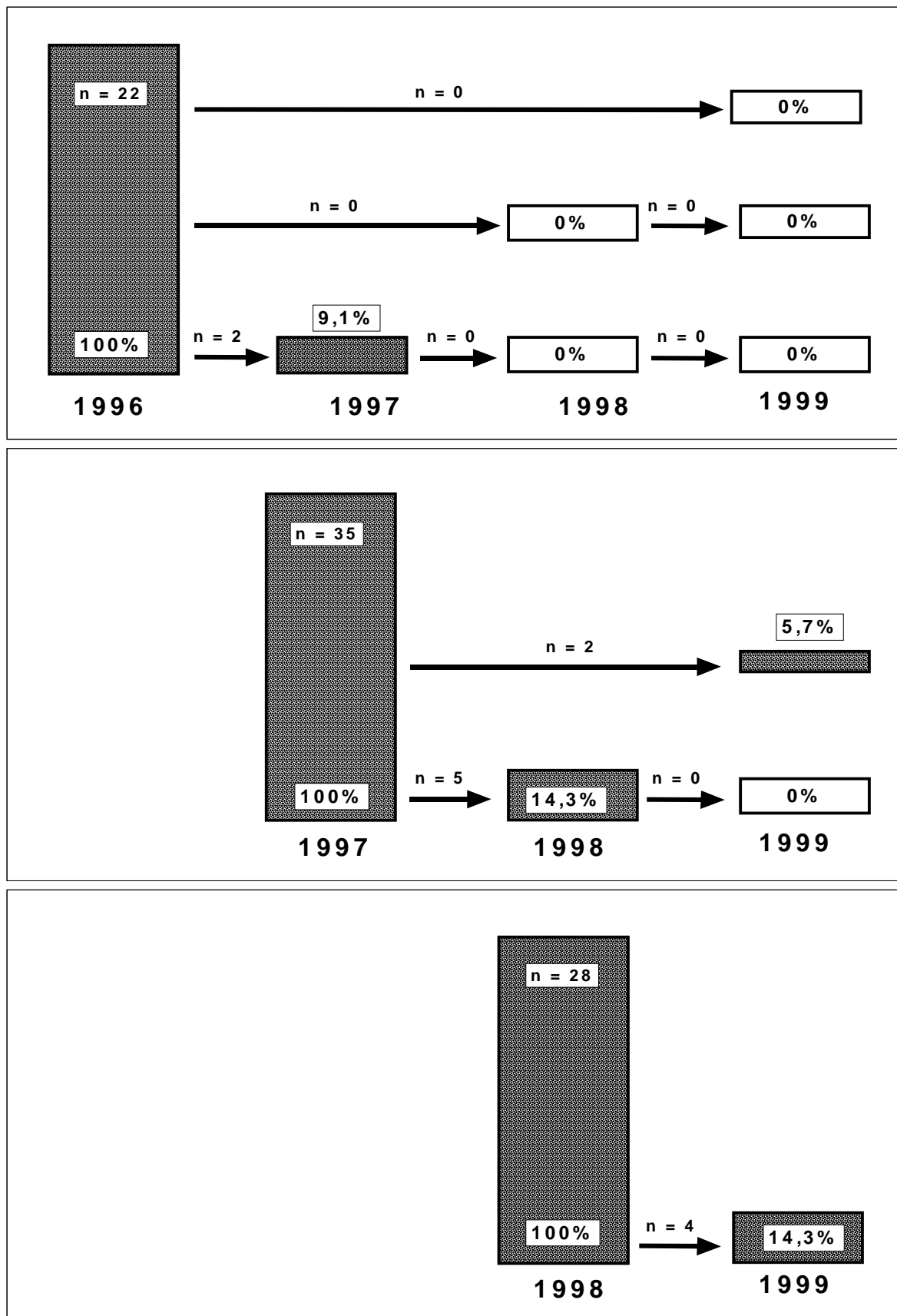


Abb. 7.3.2: Wiederkehrende Weibchen des Standorts Brache im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl aller Rückwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehr)

7.3.5 Anteil der „Wiederkehrer“ an der Gesamtzahl eines Jahres

Auch hier sollen abschließend die Anteile der wiederkehrenden Individuen an der Gesamtzahl aller registrierten Weibchen eines Standorts dargestellt werden.

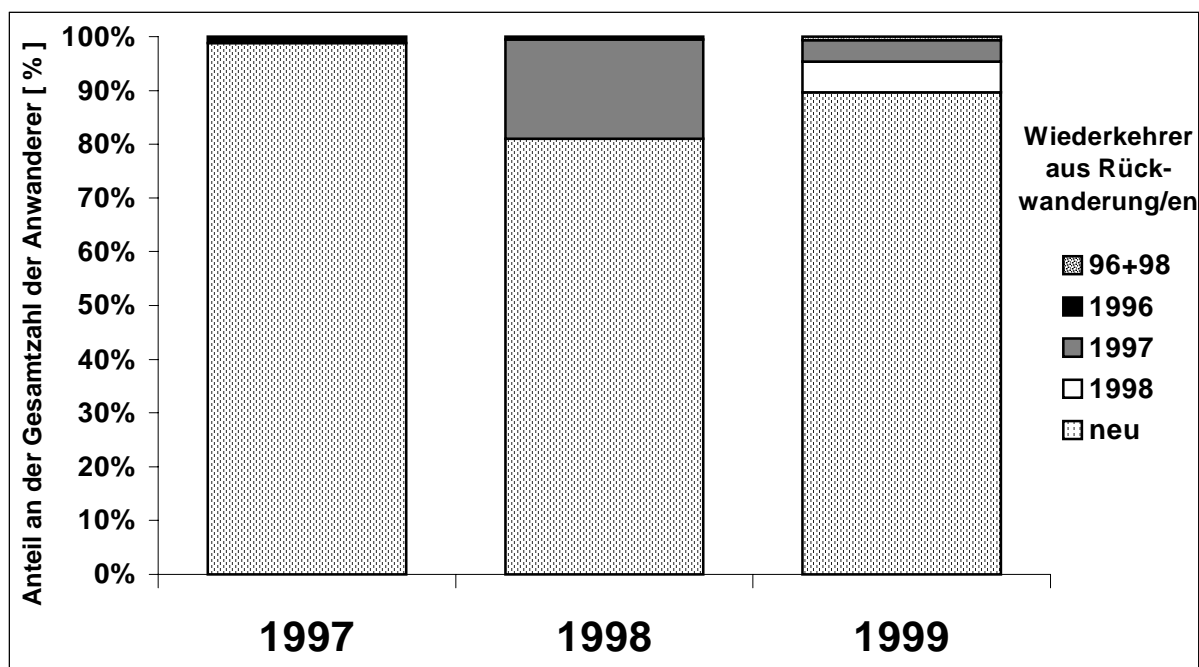


Abb. 7.3.3: Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Acker (in Prozent)

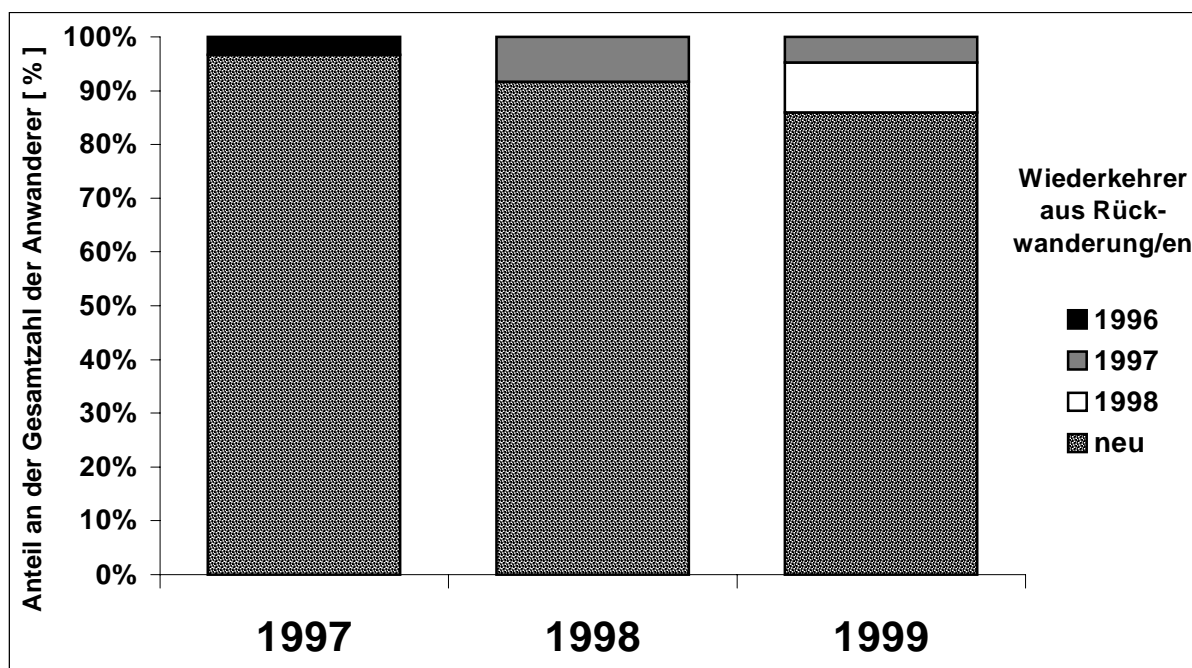


Abb. 7.3.4: Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Brache (in Prozent)

Aus den Abb. 7.3.3 (Acker) und 7.3.4 (Brache) wird ersichtlich, daß der Anteil der wiederkehrenden Individuen in den einzelnen Jahren unterschiedlich hoch ausfällt. Der maximale Wert beträgt etwa 20 %, wobei nur bei den Ackerindividuen mehrmalige Rückwanderungen zu beobachten waren.

7.4 Diskussion

7.4.1 Ergebnisdiskussion

Morphometrische Parameter

Auch bei der Betrachtung der morphometrischen Unterschiede zwischen einer Rückwanderung und der Wiederkehr im nächsten Frühjahr lassen sich die bereits in Kap. 6 dargestellten Beziehungen zwischen Individuen beider Agrarökosysteme erkennen. Für diese Analyse muß allerdings vorangestellt werden, daß der Stichprobenumfang am Standort Brache allgemein für statistische Auswertungen zu niedrig lag, so daß mögliche Tendenzen nur zurückhaltend bewertet werden können.

Die hohen Werte der Bracheweibchen im ersten Zeitraum sind vor allem auf ein recht kleines Individuum zurückzuführen, welches seine Körpermasse verdoppeln konnte. Nimmt man diese Periode aufgrund der Stichprobe von in beiden Fällen nur drei Tieren aus der Auswertung heraus, so ergibt sich bei den Ackerindividuen nicht nur prozentual, sondern gleichermaßen bei den absoluten Werten, ein weit größerer Körpermassezuwachs, wohingegen die KRL-Zunahme bei beiden Populationsteilen auf etwa gleichem Niveau verbleibt. Sowohl für die geringe Anzahl der wiederkehrenden Individuen auf der Brache, als auch für deren niedrigere Zuwachsraten, läßt sich - erneut - die offensichtlich suboptimale Ausstattung des Lebensraumes Brache anführen.

Auch die Entwicklung des Konditionsindex in Tab. 7.3.7 verdeutlicht die verbesserte körperliche Konstitution der Ackerindividuen. Insbesondere im zweiten Zeitraum, der mit insgesamt 49 Individuen gleichermaßen den größten Stichprobenumfang repräsentiert, konnten die Ackerweibchen auf der Wiederanwanderung eine erheblich höhere Kondition als die Brachetiere aufweisen, obwohl letztere zum Zeitpunkt der Abwanderung noch einen deutlich verbesserten Faktor gezeigt hatten. Die Ackerkröten können sich also während des Laichgeschäfts offensichtlich stärker „verausgaben“, das heißt eine stärkere Körperzehrung in Kauf nehmen und legen bis zum nächsten Frühjahr dennoch erheblich stärker an Kondition zu als die Brachetiere. Daß eine solche Entwicklung nur in einem Lebensraum mit weitgehend optimalen Bedingungen möglich ist, wurde bereits vielfach angesprochen. Sowohl die Ergebnisse, als auch ihre Bewertung verzahnen sich somit nahtlos mit den in den vorangegangenen Kapiteln für die divergierenden Analysen der beiden Standorte diskutierten Ursachen.

Das Phänomen des Negativwachstums tritt in dieser Analyse nicht auf, da die Tiere kurz vor dem Erstfang abgelaicht und somit einen großen Teil ihrer Masse verloren hatten (vgl. Kap. 5.3). Es ist deshalb davon auszugehen, daß ein Individuum, welches diesen Konstitutionsverlust nicht wieder ausgleichen kann, im nächsten Jahr im Normalfall auch nicht an der Laichwanderung teilnimmt.

Höhe des „Schwellenwertes“ für eine erneute Reproduktion

Abschließend zu den morphometrischen Betrachtungen soll versucht werden, die Höhe des bereits in Kap. 6 diskutierten Schwellenwertes für eine erneute Teilnahme am Laichgeschäft zu bestimmen. Ein erster Hinweis dafür könnte sich aus den minimalen Zuwachsraten wiederkehrender Weibchen ergeben, die im Bereich von 1 bis 2 Gramm (~ 6 bis 12 %) liegen. In Abhängigkeit der in Kap. 5 erwähnten Mindestgrenze von 15 %, bei der eine Laichabgabe als gesichert angesehen werden kann, ergibt sich daraus der Widerspruch, daß Individuen erneut auf der Anwanderung gefangen werden, obwohl sie nicht einmal ihre ursprüngliche Körpermasse regeneriert haben.

Zwei Erklärungsansätze lassen sich geben, um diesen Widerspruch einzuschränken. Zum einen könnte es sich um Individuen handeln, die in einem der beiden registrierten Jahre zwar zum Gewässer anwanderten, aber nicht am Laichgeschäft teilnahmen. Wäre dieses im ersten Jahr der Fall, so ergäbe sich der geringe (aktuelle) Zuwachs zusätzlich zu der bereits in den Vorjahren angelegten Körpermasse, die nicht durch eine Laichabgabe „geschwächt“ wurde. Es ließe sich ein Vergleich mit der Anwanderung subadulter Amphibien anstellen, für welche die Synchronisation und Orientierung während der Anwanderung als Ursache diskutiert wird, wenn auch subadulte Knoblauchkröten auf der Frühjahrswanderung nur selten registriert werden (vgl. TOBIAS 1998). Sollten die Weibchen im zweiten Jahr nicht ablaichen, stellt sich die Frage, aus welchem Grund die Wanderung trotzdem durchgeführt würde. Der zweite Ansatz basiert auf dem in Kap. 6 zur Erklärung des Negativwachstums herangezogenen Schema. Für diesen Fall wäre im ersten Jahr die Schwelle weit übertroffen worden, im zweiten Jahr hätte hingegen schon die vergleichsweise geringe Zuwachsrate ausgereicht, um diese erneut zu erreichen.

Auf der anderen Seite sollte der Schwellenwert nicht höher als die mittlere Zuwachsrate von etwa 45 % liegen, wenn davon ausgegangen wird, daß sich die Mehrzahl der anwandernden Individuen auch wirklich wieder am Laichgeschäft beteiligt. Da dieses aus der Analyse der in drei Jahren registrierten Individuen gefolgert werden kann, erscheint als mittlerer Schwellenwert deshalb ein Massezuwachs von knapp 20 % nach der Rückwanderung am wahrscheinlichsten.

Diese Schwelle wird von 90 % der hier ausgewerteten Acker- und über 60 % der Bracheindividuen erreicht bzw. übertroffen. Dabei verwundert der vergleichsweise geringe Wert der Brachetiere, die ein zweites Abbläichen trotz der Wiederkehr in Frage stellt. Zwar könnte überlegt werden, ob der Schwellenwert bei den (kleineren) Brachetieren vom absoluten Wert her niedriger liegt, doch wird dieses durch die Analyse der prozentualen Werte umgangen. Selbst wenn einschränkend die beiden erwähnten Erklärungsansätze herangezogen werden, verbleibt zwischen der Zahl der fast vollständig abbläichenden Ackerkröten und den Brachetieren, für die allenfalls ein Anteil zwischen 70-75 % zu erwarten ist, eine erhebliche Differenz.

Aus welchem Grund der übrige Teil der Brachetiere, trotz schlechterer körperlicher Konstitution, dennoch wieder anwandert, kann nicht geklärt werden. Lerneffekte, die Einbindung in das „Wanderverhalten der Gesamtpopulation“ sowie hormonell gesteuerte Ursachen erscheinen möglich. Weitere Untersuchungen zu dieser Thematik sind allerdings notwendig.

Räumliche Parameter

Die große Richtungstreue von *Pelobates fuscus* wurde bereits in Kap. 6 für zwei aufeinanderfolgende Anwanderungen diskutiert. Für die räumlichen Abweichungen zwischen der Registrierung der Individuen auf der Rückwanderung in den Landlebensraum und der folgenden Wiederkehr lassen sich Vergleiche der beiden Standorte aufgrund der unterschiedlichen Zaunlänge und -entfernung wiederum nur schwer anstellen.

Bei der Auswertung der Ackertiere ergeben sich allerdings auch an dieser Stelle nur relativ geringe räumliche Differenzen. So wiesen fast 38 % aller Individuen eine maximale Abweichung von höchstens 30 m und nur 19 % eine Differenz von über 100 m auf. Diese geringen Differenzen sprechen - in Ergänzung zu den Beobachtungen in Kap. 6 - ebenfalls für die hohe Orientierungsleistung und Richtungstreue der Mehrzahl der einzelnen Individuen (vgl. auch STÖCKLEIN 1980, NÖLLERT 1990, GREßLER 1995 sowie KOGOJ 1998).

Zudem kann der Ansicht von ENDEL (1989) gefolgt werden, wonach *Pelobates fuscus* nicht nur richtungstreu in Bezug auf ihre Landhabitats, sondern gleichermaßen laichplatztreu ist. Auch BAUMANN (1997) ermittelte durch Umsetzungsversuche in andere Gewässer, daß bei einzelnen Individuen ein hohes Maß an Laichplatztreue vorliegt. Umfangreiche Darstellungen zur Frage der Orientierung ergeben sich aus den Arbeiten von HEUSSER (1963; 1968a; b; 1969) an Erdkröten (*Bufo bufo*) und SINSCH (1988; 1990; 1998) an Kreuzkröten (*B. calamita*).

Phänologische Parameter

Da die vorliegende Analyse wenig Aufschluß über das eigentliche Wanderungsverhalten der Knoblauchkröten gibt, kann hier nur die Zeit betrachtet werden, welche die Weibchen nach Beendigung der Laichzeit bis zur nächsten Frühjahrswanderung im Landlebensraum verbracht haben. Dabei wird deutlich, daß auch für *Pelobates fuscus* saisonale Wachstumsphasen die Regel sind, wie sie von zahlreichen Autoren beschrieben wurden (vgl. GLANDT 1981, PINTAR 1982 u.a.).

Die Aufenthaltsdauer der Weibchen beträgt etwa 45 bis 50 Wochen, wobei sich eine Bandbreite zwischen 40 und 56 Wochen errechnen läßt. Eine Korrelation zwischen Aufenthaltsdauer im Landlebensraum und morphometrischen Parametern läßt sich statistisch nicht herstellen. Entscheidend für die Zuwachsrates der Körpermasse ist außerdem nicht die absolute Zeit im Landlebensraum, sondern vielmehr die Zeitspanne, die den Individuen aktiv für die Ernährung zur Verfügung steht. Zieht man die Hibernation von der Gesamtzeit ab, so darf ein Bereich zwischen 24 und 32 Wochen als Aktivitätszeit im terrestrischen Habitat angenommen werden, die allerdings durch mögliche „Dürrezeiten“ im Sommer unter Umständen noch mehr oder weniger stark verkürzt werden kann.

Zwar scheinen - entgegen den Überlegungen von STÖCKLEIN (1980) - die Sommer- und Winterquartiere von *Pelobates fuscus* nach den vorangegangenen Bewertungen nicht räumlich getrennt zu sein, jedoch läßt sich diese Frage nicht abschließend beantworten. So muß hier den Beschreibungen von BITZ et al. (1996) gefolgt werden, daß ausreichende Daten zu dieser Thematik bislang nicht vorliegen und die genaue Lokalität und Eingrabetiefe der Überwinterungsplätze noch nicht bekannt sind.

Vergleich der „Wiederkehrer“ und Anteil an der Gesamtzahl

Die anhand des Konditionsindex ermittelten Bewertungen spiegeln sich auch in der Analyse der Wiederkehrrate der Weibchen an beiden Standorten wider. Analog zu den Betrachtungen in Kap. 6 ergeben sich an dieser Stelle die weit höheren Wiederkehrraten und Anteile wiederkehrender Individuen an der Gesamtzahl aller erfaßten Weibchen für den Standort Acker. Die vorangegangenen Ergebnisse - für die als Ursache bereits die Ausstattung des Landlebensraumes genannt wurde - lassen sich also auch hier bestätigen.

Einfluß der Wintermortalität auf die Wiederkehrrate

Zwischen dem Zeitpunkt der Abwanderung am und der Rückkehr zum Gewässer liegt neben der Aktivitätsperiode auch die Zeit der Überwinterung. Zwar liegen über das Verhalten von Amphibien während dieser Jahreszeit bisher nur spärliche Informationen in der Literatur vor (vgl. HAGSTROM 1982, VERRELL 1985), doch wird allgemein angenommen, daß die Hibernation entscheidenden Einfluß auf die Mortalität und somit indirekt auch auf den Anteil der wiederkehrenden Individuen hat.

Spezielle Versuche zum Überwinterungsverhalten von *Pelobates fuscus* sind im Rahmen dieser Untersuchung nicht angestellt worden. Nach Aussagen von KOWALEWSKI (1974, zit. bei NÖLLERT 1990) ziehen sich die Tiere bei äußeren Temperaturen von 3-4° C in eine Überwinterungstiefe von 0,7 bis 1,5 m in den Boden zurück, wo eine frostfreie Überwinterung möglich ist. Die physiologischen Leistungen des Körpers werden während der Überwinterung stark zurückgefahren, so daß die Energiezehrung auf ein Minimum absinkt. Die somit nur noch sehr geringe Sauerstoffzufuhr wird weitgehend über die Hautatmung, also ohne aktive - gleichermaßen energieverbrauchende wie wärmeerzeugende - Bewegungen gedeckt. Inwiefern *Pelobates fuscus* in der Lage ist, Frostschutzsubstanzen wie beispielsweise Glykole zu bilden, ist noch nicht ausreichend erforscht.

Als typische Steppenart, deren Verbreitung bis weit in die von kontinentalem Klima mit extremen Wintertemperaturen geprägten Gebiete östlich des Kaukasus reicht (vgl. KUZMIN 1995), scheint die Knoblauchkröte auch relativ strengen Wintern trotzen zu können. Die Mortalität während einer normalen Hibernationsphase ohne abrupte Kälteeinbrüche oder längere Warmphasen dürfte aus diesem Grund relativ gering liegen und ist insbesondere von der körperlichen Konstitution zu Beginn der Überwinterung abhängig. So fand GLANDT (1983, zit. bei NÖLLERT 1990) einen Überwinterungserfolg metamorphosierter Jungtiere von 43 %. Dieser Wert dürfte mit zunehmendem Alter stetig anwachsen, nicht zuletzt weil die adulten Tiere die größeren Energiereserven vorhalten und gleichermaßen ein günstiges Verhältnis von großem Körpervolumen bei relativ geringer Oberfläche aufweisen.

Inwiefern langfristige (globale) Klimaveränderungen mit zunehmend wärmeren Wintertemperaturen negativen Einfluß auf die Entwicklung der Gesamtsituation von *Pelobates fuscus* - insbesondere an ihrer von atlantischem Klima geprägten Verbreitungsgrenze in Westeuropa - haben könnte, bleibt abzuwarten.

7.4.2 Einflüsse landwirtschaftlicher Bewirtschaftung

Standort Acker

Die Einflüsse der Bewirtschaftung auf die Existenz der Knoblauchkröte sollen erst an dieser Stelle diskutiert werden, da in diesem Kapitel der Landaufenthalt der Individuen bewertet wurde. Der Begriff Existenz ist bewußt weit gefaßt worden, da solch grundlegende Veränderungen, wie sie auf landwirtschaftlichen Nutzflächen regelmäßig vorkommen, eine Vielzahl verschiedener Einflüsse mit sich bringen. Im folgenden soll dabei näher auf Fragen der Mortalität, der veränderten Ernährungsbedingungen sowie des Prädationsdrucks eingegangen werden.

Wie gezeigt wurde, befindet sich die untersuchte Ackerfläche seit längerer Zeit im Getreidefeldbau konventioneller Art (vgl. Kap. 2.3). Dieses beinhaltet die Verwendung chemischer Pflanzenschutzmittel ebenso wie den Einsatz mineralischer Dünger, deren ökologische Bedeutung WEDERKINCH (1988) gleichsetzt. Zu den in der Regel negativen Einflüssen dieser beiden Stoffgruppen liegen einige Untersuchungen an Amphibien vor, wobei insbesondere die Studien von OLDHAM & TOWNS (1991) sowie OLDHAM et al. (1993; 1997) hervorzuheben sind. Diese weisen ebenso wie Ergebnisse von SCHNEEWEIß & SCHNEEWEIß (1997; 1999) aus, daß Düngegranulat insbesondere bei trockener Witterung einen erheblichen negativen Einfluß auf die physiologische Belastung der Tiere haben kann und im Extremfall zum fast vollständigen Ausfall der in Kontakt getretenen Individuen führt (vgl. SCHNEEWEIß & SCHNEEWEIß 1999). Bei einer geringen Luftfeuchte wirkt die feuchte Haut der Amphibien dabei stark hygroskopisch, was bedeutet, daß die Chemikalien sich direkt an der Haut auflösen und in den Körper eintreten können. Bestenfalls sind deutlich sichtbare Verätzungen die Folge.

Ein weiterer Gefährdungsfaktor für die Herpetofauna von Agrarflächen ist die rein maschinelle Bearbeitung der Flächen und hierbei vor allem das Umbrechen des Bodens (vgl. BERGER & KRETSCHMER 1997, BERGER et al. 1999). Nach Angaben von DÜRR et al. (1999) können durch Stoppelbearbeitung und Saatzfurche Schädigungswirkungen von über 90 % bei juvenilen Amphibien, darunter auch *Pelobates fuscus*, vorkommen, wobei eine umfassende Darstellung der Boden- und Bewirtschaftungsverhältnisse, wie auch eine Spezifizierung der körperlichen Konstitution der Tiere leider unterbleibt. Auch BITZ et al. (1996) betonen den negativen Einfluß der landwirtschaftlichen Bewirtschaftung. So seien trotz der subterrestrischen Lebensweise 29 von 732 beobachteten Tieren zumeist zerquetscht oder zerstückelt worden, in einer anderen Beobachtung 8 von 22 telemetrierten Individuen ums Leben gekommen. Dabei entspricht der erste Wert einer Mortalitätsrate von „nur“ 4 %, was im Gegensatz zu den Gefährdungen durch Straßenverkehr oder Chemikalien in einem vergleichsweise „populationsverträglichen“ Rahmen liegen dürfte. Inwiefern diese Angaben zudem auf die hiesigen Verhältnisse zu übertragen sind, bleibt fraglich, da von BITZ et al. (1996) Weinberge als bevorzugte Habitate angesprochen werden.

Diese Literaturangaben mögen vermuten lassen, daß die „Strukturvorteile“ der Ackerfläche gegenüber der Brache durch die negativen Einflüsse der Bewirtschaftung aufgehoben bzw. übertroffen werden. Durch die besondere Lebensweise der Knoblauchkröte wird die Gefährdung jedoch zu einem Teil vermindert.

Zum einen verbringt *Pelobates fuscus* als streng nachtaktive Art die Zeit der Düngeausbringung (tagsüber) eingegraben im Boden. Während der ersten Stunden ist sie – im Gegensatz zu anderen Organismen - somit nicht dem Kontakt der Ammonium-Nitrat-Harnstoff-Lösung ausgesetzt. In dem Maße, wie ihre nächtliche Aktivität durch Niederschläge gefördert wird, nimmt zudem auch die „Vergiftungswahrscheinlichkeit“ durch Verdünnung der Düngerkonzentration ab. Das von SCHNEEWEIß & SCHNEEWEIß (1999) angesprochene, bei extrem trockener Witterung über Wochen anhaltende, Vorliegen von Mineralkörnern auf der Bodenoberfläche kann nicht auf das Untersuchungsgebiet übertragen werden. Auch aufgrund der von einigen Autoren propagierten sommerlichen Aktivitätspause der Knoblauchkröte, die bei suboptimalen Witterungsbedingungen (großer Trockenheit) längere Zeit im Boden verbleiben kann, würden die Tiere der von SCHNEEWEIß & SCHNEEWEIß (1999) angesprochenen Gefährdung besser entgegen kommen als die Individuen anderer Gattungen. Insbesondere gilt diese Aussage für die Schwanzluche (Gattung *Triturus*), die aufgrund ihres Körperbaus eine im Vergleich zu ihrer geringen Körpermasse weit größere Hautoberfläche aufweisen, die potentielle Aufnahme fläche für Giftstoffe wie auch - bezogen auf die geringe Masse - die „Dosis“ somit stark erhöht ist. Inwiefern diese Aussagen auch für ein möglicherweise höheres Gefährdungsrisiko subadulter Knoblauchkröten spricht, für welche die genannten Beziehungen von Masse zu Oberfläche in ähnlicher Weise zutreffen, kann weder im Rahmen dieser Untersuchung geklärt, noch aus der Literatur entnommen werden.

Auch zum Einflußfaktor der mechanischen Bodenbearbeitung muß die spezielle Lebensweise von *Pelobates fuscus* den übrigen Amphibienarten gegenübergestellt werden. Zwar scheinen die oben zitierten Ergebnisse von DÜRR et al. (1999) keine Vorteile für die Jungtiere der hier untersuchten Art zuzulassen, doch bleiben einige Zweifel an der Übertragbarkeit der angesprochenen Daten auf andere Populationen, speziell im vorliegenden Untersuchungsgebiet.

Zum einen handelt es sich bei der Untersuchung von DÜRR et al. (1999) um die Bearbeitung einer schlaginternen Naßstelle. In diesem Bereich liegt das spezifische Gewicht des Bodens infolge des höher anstehenden Grundwassers und somit höheren Wassergehaltes weit über dem Bodengewicht des hier untersuchten Standorts Acker. Zum anderen sind frisch metamorphosierte Exemplare weit stärker gefährdet als adulte Amphibien, da sie weniger Kraft aufbringen können, um sich nach einer möglichen „Verschüttung“ von alleine zu befreien. Außerdem darf angenommen werden, daß sich auch die Bewegungsmuster des Ein- bzw. Ausgrabens erst mit der Zeit perfektionieren (vgl. MEISSNER 1970 a), die Jungtiere in der vorliegenden „Notlage“ somit „noch nicht so geschickt“ handeln, wie es möglicherweise die adulten Exemplare können.

Funde von knapp 200 einjährigen Knoblauchkröten auf einer Ackerfläche in unmittelbarer Nähe des Gewässers im letzten Untersuchungsjahr deuten vielmehr darauf hin, daß sich selbst die Jungtiere trotz der Bewirtschaftung innerhalb des Agrarökosystems Acker gut entwickeln und dort überwintern können (vgl. ROMANOWSKY 2000, PAPENDIECK 2000). Insbesondere in Verbindung mit Langzeitbetrachtungen von Populationen erscheinen weitergehende Untersuchungen zum Gefährdungspotential speziell der Jungtiere dennoch notwendig.

In Bezug auf die erwachsenen Tiere scheint die spezielle Lebensweise ein Grund für die - gegenüber anderen Amphibienarten - geringere Gefährdung zu sein. Während letztere auch tagsüber auf der Bodenoberfläche oder höchstens innerhalb der oberen Bodenkrume sitzen, befinden sich die Knoblauchkröten in der Regel in einer Tiefe zwischen 5 und 15 cm (vgl. LEONTYEVA 1985, zit. bei KUZMIN et al. 1996, NÖLLERT 1990 sowie Kap. 8). Wenn DÜRR et al. (1999) angeben, daß die (oberirdisch sitzenden) Tiere „mit dem gewendeten Bodenbalken in einer Tiefe von 15 bis 25 cm auf dem Rücken liegend abgelegt und durch die hohe kinetische Energie des gepflügten Bodenbalkens fest in den Boden „eingepreßt“ werden, so bedeutet dieses für die „auf halber Strecke“ sitzenden Knoblauchkröten, daß sie nach der Wendung in etwa gleicher Tiefe wie vorher verbleiben, die angesprochene Drucklast somit weit geringer ist.

Auch wenn die gegrabenen Sitzhöhlen (vgl. Kap. 8) dabei zerstört werden, dürften die Tiere nur bei sehr schweren Böden erdrückt werden, wie sie im Untersuchungsgebiet mit Lößböden nicht vorkommen. Auch die sich anschließende Bearbeitung mit Eggen oder Walzen kann von den eingegrabenen Tieren weitgehend überstanden werden, da sie einem weit geringeren Druck als unmittelbar auf der Oberfläche ausgesetzt sind und direkte mechanische Schädigungen durch den Kontakt zu den Geräten wegfallen. Der direkte Druck durch die starke Bodenverfestigung in bzw. unter der Fahrspur des Traktors ist für die Knoblauchkröten im Normalfall nicht von Relevanz, da sie sich in leicht grabbare Substrate und somit nicht unmittelbar in die jeweils wiederverwendete und somit deutlich verfestigte Fahrspur eingraben.

Eigene Beobachtungen an adulten Individuen, die von Saatkrähen (*Corvus frugilegus*) aufgerissen und angefressen worden waren und dennoch mehrere Stunden überlebt haben sowie das versehentliche Treten eines weiblichen Tieres bei der Befestigung eines Zaunes, lassen keinen Zweifel an der „Robustheit“ der Knoblauchkröten. Möglicherweise mag die angesprochene Bearbeitung zu einer erhöhten Mortalität auch der adulten Ackerindividuen beitragen, doch dürfte sich diese im Untersuchungsgebiet – glücklicherweise – in engen Grenzen halten. Dieses wird durch die Tatsache gestützt, daß über den gesamten Zeitraum weniger als 10 Tiere gefunden werden konnten, die erkennbare Verletzungen wie Knochenbrüche, verstümmelte Gliedmaßen oder fehlende Augen aufwiesen, was eventuell der Bewirtschaftung zugeschrieben werden könnte.

Ein anderer – möglicherweise weit wesentlicherer – indirekter Einflußfaktor, der sich aus der ackerbaulichen Bewirtschaftung ergibt, ist die Veränderung der Arthropodenfauna (vgl. Kap. 10). Nicht nur kann die beschriebene Bewirtschaftung eine große Zahl an Arthropoden direkt vernichten, durch die Ernte ebenso wie die anschließende Bearbeitung ergibt sich in sehr kurzer Frist außerdem ein völlig anders strukturierter Lebensraum. Aufgrund der fehlenden Vegetation erwärmt sich der Ackerboden stärker und trocknet schneller aus, was grundlegende mikroklimatische Veränderungen nach sich zieht.

Wie die Gesamtergebnisse deutlich gemacht haben, scheint die Güte des Sommerlebensraumes Acker dabei jedoch offensichtlich nicht wesentlich eingeschränkt zu werden. Der zwischenzeitlich möglicherweise suboptimalen Nahrungsversorgung müssen zudem die geänderten strukturellen Parameter des Lebensraumes entgegengesetzt werden. So bietet die abgeerntete und geebnete vegetationsfreie Oberfläche des Ackers hervorragende Jagdbedingungen (vgl. Kap. 9).

Standort Brache

Wie bereits erwähnt bestand die einzige „Bewirtschaftung“ des Standorts Brache in einer einjährigen Mahd, die im Sommer kurz nach der Distelblüte durchgeführt wurde. Zu Fragen des Gefährdungspotentials von Brutvögeln, Insekten sowie der Amphibienfauna in Abhängigkeit der Verwendung unterschiedlicher Mähgeräte bzw. Methoden liegen mittlerweile umfangreiche Untersuchungen vor, wobei hier nur kurz auf die wesentlichen Aussagen von CLAßEN et al. (1996), OPPERMANN et al. (1997) sowie LICZNER (1999) eingegangen werden soll.

Eine wesentliche Aussage ist, daß die Verletzungs- und Mortalitätsraten der Amphibien beim Einsatz von Kreiselmähern, wie sie auch im Untersuchungsgebiet verwendet werden, weit höher als beim Gebrauch von Balkenmähern liegen. Außerdem bilden die Schnitthöhe sowie auch die Fahrtgeschwindigkeit des Gerätes Einflußfaktoren auf die Verletzungshäufigkeit der Tiere, wobei diese erstaunlicherweise sinkt, je schneller der Mähbalken fährt (vgl. LICZNER 1999). Dieses läßt sich wahrscheinlich darauf zurückführen, daß die Tiere aus ihrer Deckung aufspringen, wenn sie vom Mähgerät „überfahren“ werden. Ist dessen Geschwindigkeit hoch genug, so springen die Tiere aufgrund der verzögerten Reaktion erst hinter dem Balken auf und „verfehlen“ das Gerät, was zu geringeren Raten an amputierten Gliedmaßen führt. Auch durch den im Untersuchungsgebiet recht spät liegenden Mähtermin kann die Schädigungsrate dabei verringert werden (LICZNER 1999).

Als ein Aspekt, der die Gefährdung der Knoblauchkröten durch die Mahd reduziert, ist ebenfalls die versteckte Lebensweise von *Pelobates fuscus* zu nennen. Die - im Vergleich mit den Ackerindividuen zwar nur vergleichsweise gering (vgl. Kap. 8), im Gegensatz zu den übrigen Amphibienarten hingegen relativ stark - eingegrabenen Brachekröten werden vor allem indirekt durch die nach der Mahd veränderten Strukturbedingungen des Landlebensraumes berührt. Zieht man ferner Aussagen von LICZNER (1999) heran, wonach die Anzahl verletzter Individuen mit zunehmender Kopf-Rumpf-Länge ansteigt, könnte die Mahd eine weitere mögliche Ursache für die in Kap. 4 beschriebenen geringeren Werte der maximalen und mittleren KRL sein. Inwiefern sich dieser Aspekt auf die Mortalitätsrate der Brachetiere auswirkt, ist nur schwer abzuschätzen.

7.5 Zusammenfassung

Auch in der Analyse der Rückwanderungen mit den anschließenden Wiederanwanderungen einzelner Individuen zeigen sich sehr deutliche Unterschiede zwischen beiden Standorten. Die morphometrischen Zuwachsraten, insbesondere aber die Regeneration des Konditionsindex sind bei den Ackerweibchen höher als am Standort Brache. Die geringen räumlichen Abweichungen zwischen Rück- und Anwanderung sprechen für eine hervorragende Orientierung der Knoblauchkröten.

Pelobates fuscus scheint aufgrund ihrer Verhaltensweise durch die Einflüsse der Bewirtschaftung im Untersuchungsgebiet offensichtlich weit weniger geschädigt zu werden, als es für andere Amphibienarten der Fall ist. Aus der Diskussion wird dennoch die Notwendigkeit für eine verträglichere Bewirtschaftung in Flächen mit bedeutenden Amphibienvorkommen ersichtlich, für die in Kap. 11.3 einige Maßnahmen angesprochen werden.

8 Laborversuche zum Eingrabeverhalten

8.1 Einleitung

Die Grabbarkeit der im Freiland vorliegenden Bodenarten bzw. Oberflächenstrukturen wird als wichtiger Faktor für das Vorkommen von *Pelobates fuscus* angesehen (vgl. NÖLLERT 1990). Mit dem im folgenden beschriebenen Versuch sollte daher die Frage untersucht werden, ob die in der Brache vorliegenden Strukturen den Eingrabevorgang von *Pelobates fuscus* in stärkerem Maße beeinflussen, als es auf der Ackerfläche der Fall ist.

Zur Grabtätigkeit von *Pelobates fuscus* liegen in der Literatur bereits diverse Untersuchungen vor, wobei vor allem MEISSNER - der die Knoblauchkröte als Modell für grabende Pelobatiden auffaßt (MEISSNER 1991) - auf Fragen von Körperbau, Lernen der Vergrabehandlung, Grabmotorik sowie die Präferenz verschiedener Korngrößen der Bodensubstrate (1970 a; b; 1972; 1973; 1977 a; b u.a.) sowie auf physiologische Fragestellungen (1983; 1986) einging. Auch NÖLLERT (1990) weist auf die große Bedeutung des Eingrabens hin, da in keiner anderen Verhaltensweise der Knoblauchkröte die Bedeutung und Rolle des anatomischen Baues für die Lebensweise und Besiedlung einer bestimmten ökologischen Nische so deutlich werde, wie in der Vergrabehandlung. Vertiefende Untersuchungen zum Einfluß von Oberflächenstruktur und Eingrabetiefe im Freiland wurden erstmals von JAHN (1997) angestellt.

Die Oberflächenstrukturen beider Landhabitate werden in einem Laborversuch miteinander verglichen, um zu klären, ob Knoblauchkröten eine bestimmte Bodenart bzw. eine spezielle Oberflächenstruktur bevorzugen und inwiefern diese Einfluß auf das Eingrabeverhalten der Tiere hat. Zudem sollte der Einsatz von Grabküvetten anstelle großflächiger Becken aus methodischer Sicht untersucht werden.

8.2 Material und Methoden

Zur Ermittlung der präferierten Bodenarten und -strukturen sowie der Grabaktivität adulter Knoblauchkröten wurden im Sommer 1997 insgesamt 11 Männchen und 7 Weibchen nach der Laichzeit auf der Abwanderung in den Sommerlebensraum abgefangen. Um die Belastungen für die Tiere so gering wie möglich zu halten und eventuellen Lernprozessen der Tiere entgegenzuwirken, wurden die ersten Tiere bereits nach einer Woche zurück ins Freiland gebracht und weitere Kröten erst zu diesem Zeitpunkt gefangen. Aus der Anzahl an genehmigten Versuchstieren ergibt sich der begrenzte Stichprobenumfang und die Tatsache, daß die Individuen nach einer Ruhezeit von mindestens zwei Tagen erneut in den Versuch eingesetzt wurden (Pseudoreplikation).

Die Entnahme der Knoblauchkröten für die Laborversuche erfolgte mit Genehmigung der Bezirksregierung Braunschweig vom 21. 04. 1997 (Aktenzeichen 503.2. 22202.BS).

8.2.1 Wahlversuche zur Bodenpräferenz

Zur Ermittlung der Präferenz einer bestimmten Bodenart und -struktur wurden die Knoblauchkröten in einem Terrarium mit einer Bodentiefe von 20 cm gehältert (Abb. 8.2.1). Das Becken war durch eine ebenerdige Styroporwand in zwei Hälften unterteilt, so daß beim Herausnehmen der eingegrabenen Tiere aus der jeweiligen Bodenart bzw. Oberflächenstruktur die Präferenz ermittelt werden konnte, der oberflächliche „Seitenwechsel“ für die Kröten aber problemlos möglich war.

Das Becken wurde bei vegetationsloser Oberfläche für sechs Tage je zur Hälfte mit anlehmigem Boden bzw. mit Sandboden befüllt. Um Verhaltensänderungen von Individuen zu vermeiden, die zuvor deutliche Präferenz für nur eine bestimmte Bodenart gezeigt hatten, wurde es im Anschluß daran für drei Tage mit einem Bodengemisch beschickt und zur Hälfte mit einer auf der Brachefläche des Untersuchungsgebietes ausgegrabenen Vegetation bedeckt. Die Oberfläche der anderen Hälfte blieb vegetationslos.

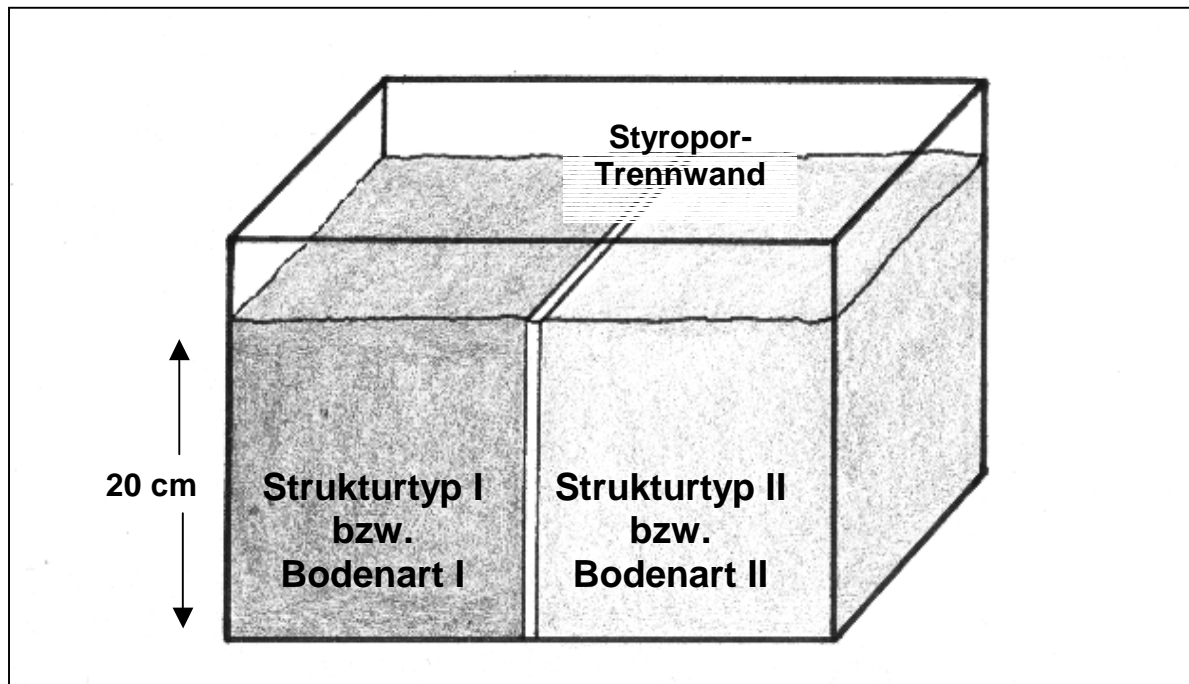


Abb. 8.2.1: Versuchsterrarium zur Ermittlung der Bodenpräferenz

8.2.2 Versuche zur Eingrabetiefe bei verschiedenen Oberflächenstrukturen

Der Versuchsaufbau zur Ermittlung des Grabverhaltens bei unterschiedlicher Oberflächenstruktur bestand aus drei Glasküvetten mit 20 cm Höhe und 40 bzw. 60 cm Länge (Abb. 8.2.2). Die geringe Breite von nur 3 cm wurde gewählt um die Tiere während des Eingrabvorgangs beobachten und die abschließende Eingrabetiefe ermitteln zu können, ohne die Tiere durch ständiges Aufwühlen des Bodens einer weit größeren Streßsituation auszusetzen.

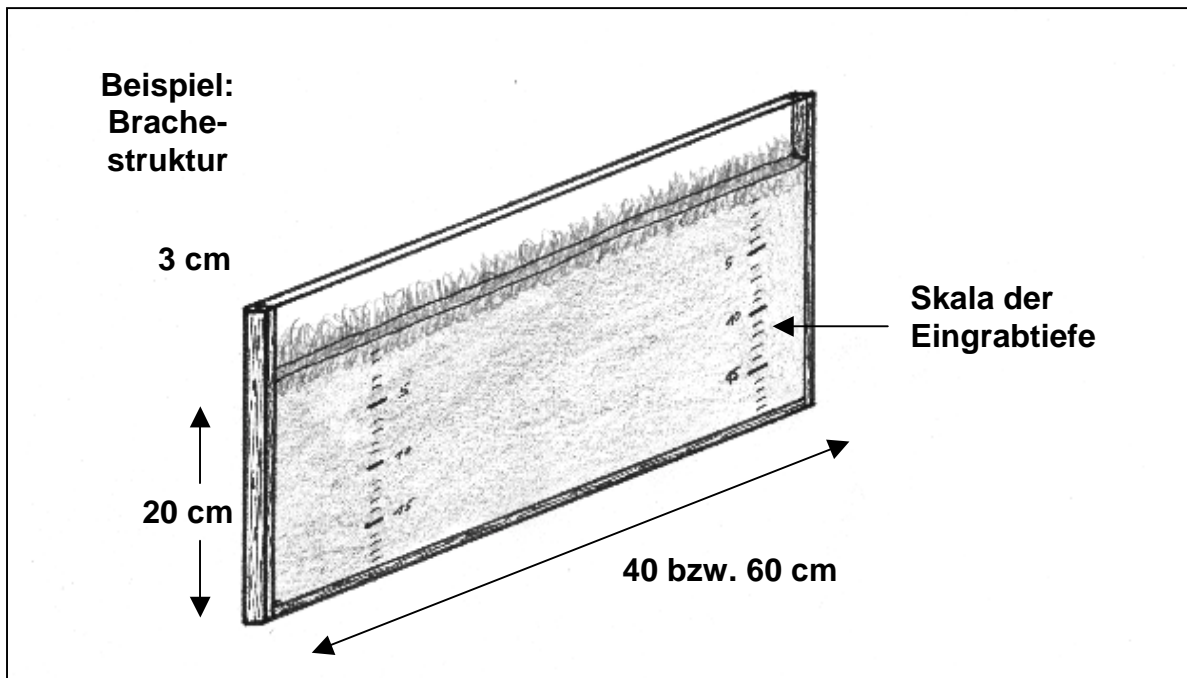


Abb. 8.2.2: Versuchsküvette zur Ermittlung der Eingrabetiefe bei unterschiedlichen Oberflächenstrukturen

Die Küvetten wurden mit dem bereits angesprochenen Mischboden gefüllt. Die Oberfläche wurde entweder vegetationslos belassen oder aber mit auf der Brache- fläche des Untersuchungsgebietes ausgestochenen Grassoden dicht ausgelegt. Die Blatt- und Wurzelballen wiesen eine Mächtigkeit von etwa 6 cm auf, so daß der Boden zwischen 6 und 7 cm unterhalb der Oberfläche anstand.

Für einen Versuchsdurchgang wurden jeweils zwei (kleine Küvette) bzw. drei Tiere (große Küvette) auf die Oberfläche gesetzt und für die Dauer des Eingrabvorganges beobachtet. Der Versuchsdurchlauf wurde erst abgebrochen, nachdem über einen längeren Zeitraum von mindestens 20 Minuten keine weitere Grab- oder Bewegungsaktivität der eingegrabenen Kröten festgestellt werden konnte.

8.3 Ergebnisse

8.3.1 Wahlversuche zur Bodenpräferenz

Wie Tab. 8.3.1 darstellt, wurden die verschiedenen Bodenarten von den Knoblauchkröten sehr unterschiedlich angenommen. Bei den insgesamt 66 Versuchsdurchläufen, der zum Teil mehrfach eingesetzten Tiere (Pseudoreplikation), wurden über 60 % aller Kröten im anheimigen Boden gefunden. Genau die Hälfte davon bevorzugte den sandigen Bereich. Sechs Tiere (9 %) waren zum Zeitpunkt der Zählung nicht eingegraben und konnten somit keiner Bodenart zugeordnet werden.

Während beide Geschlechter den anheimigen Boden gleichermaßen häufig aufsuchten, differierte die Anzahl der oberirdisch gefundenen Tiere deutlich. Fünf männliche Tiere (13,2 %), aber nur ein einziges Weibchen (3,6 %) waren nicht eingegraben. Letztere wurden demzufolge mit fast 36 % weit häufiger als die Männchen (26,3 %) in der Sandfläche gefunden.

Tab. 8.3.1: Präferenzen für die Bodenarten „anlehmig“ und „sandig“ bei vegetationsloser Oberfläche

Bodenart	Anzahl der Männchen (in %)	Anzahl der Weibchen (in %)	Anzahl aller Tiere (in %)
anlehmiger Boden blanke Oberfläche	23 (60,5 %)	17 (60,7 %)	40 (60,6 %)
Sandboden blanke Oberfläche	10 (26,3 %)	10 (35,7 %)	20 (30,3 %)
Tiere oberirdisch nicht eingegraben	5 (13,2 %)	1 (3,6 %)	6 (9,1 %)
gesamt n =	38 (100 %)	28 (100 %)	66 (100 %)

Die in Tab. 8.3.2 dargestellte Verteilung der Präferenzen für eine Oberflächenstruktur bei gleichem Bodentyp zeigt insbesondere bei den weiblichen Individuen eine deutliche Bevorzugung der vegetationsfreien Fläche (44,2 %). Bei den Krötenmännchen wurde in beiden Strukturen annähernd die gleiche Zahl an Tieren gefunden, während sich die Anzahl der Weibchen sehr deutlich unterschied. Im Gegensatz zum Versuch mit verschiedenen Bodenarten waren in diesem Fall mehr als ein Fünftel aller Tiere (21,2 %) nicht eingegraben, wobei keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Geschlechtern zu vermerken waren.

Tab. 8.3.2: Präferenzen für die Bodenstrukturen „mit Grasnarbe“ und „vegetationslos“ bei gleicher Bodenart

Bodenart	Anzahl der Männchen (in %)	Anzahl der Weibchen (in %)	Anzahl aller Tiere (in %)
Mischboden mit Grasnarbe	12 (38,7 %)	6 (28,6 %)	18 (34,6 %)
Mischboden mit vegetations- loser Oberfläche	13 (41,9 %)	10 (47,6 %)	23 (44,2 %)
Tiere oberirdisch, nicht eingegraben	6 (19,4 %)	5 (23,8 %)	11 (21,2 %)
gesamt n =	31 (100 %)	21 (100 %)	52 (100 %)

8.3.2 Versuche zur Eingrabetiefe bei verschiedenen Oberflächenstrukturen

Wie Tab. 8.3.3 deutlich macht, gibt es große Unterschiede im Grabverhalten bzw. der Eingrabetiefe von Knoblauchkröten bei verschiedenen Oberflächenstrukturen. So gruben sich fast 94 % aller Tiere bei vegetationsfreier Oberfläche in den Boden ein, nur zwei Individuen verblieben auf der Oberfläche (6,5 %).

Die mittlere Eingrabetiefe im vegetationsfreien Versuchsaufbau lag bei 6,34 cm, als Maximalwert wurden 18 cm beobachtet. Über die Hälfte der Individuen kam bereits in einer Tiefe von 3 bis 6 cm zur Ruhe.

Tab. 8.3.3: Eingrabetiefen bei verschiedenen Oberflächenstrukturen

vegetationslose Oberfläche				Vegetation (Mächtigkeit 6 cm)		
Eingrabetiefe im Boden [cm]			nicht eingegraben	Eingrabetiefe / davon im Boden [cm]	in Grasnarbe, kein Kontakt zum Boden	nicht eingegraben
2	4	8	2 Tiere	7 / 1	10 Tiere	9 Tiere
2	4	8		7 / 1		
3	5	9		7 / 1		
3	5	10		8 / 2		
3	5	10		8 / 2		
3	5	11		12 / 5		
3	5	13				
3	6	15				
4	6	18				
4	7					
Ø 6,34				Ø 8,17 / 2,00		
93,5 %			6,5 %	24,0 %	40,0 %	36,0 %
gesamt: 31 Tiere				gesamt: 25 Tiere		

In der Vegetationsstruktur der Brache lag die Zahl der nicht eingegrabenen Kröten mit 36 % um annähernd das Sechsfache höher. Weitere 40 % der Individuen verblieben innerhalb der dichten Blatt- und Wurzelballen und hatten keinen Kontakt zum mineralischen Boden. Nur 24 % gruben sich durch die Grasnarbe hindurch in den Boden ein. Die durchschnittliche Eingrabetiefe wies mit 8,2 cm einen etwas höheren Wert als unter der vegetationslosen Oberfläche auf. Sowohl die Maximaltiefe (12 cm), als auch das Mittel der Eingrabetiefe im reinen Boden (2 cm) lagen hingegen weit niedriger.

Der Grabvorgang wurde im Versuch mit Vegetation in der Regel bereits dicht unterhalb der Wurzeln beendet. Des weiteren konnte beobachtet werden, daß die Mehrzahl der Tiere die beim Einsetzen der Grassoden in die Küvetten entstandenen Fugen sowie Löcher von zuvor eingegrabenen Individuen nutzte, um in die Tiefe zu gelangen.

8.4 Diskussion

8.4.1 Methodenkritik

Wahlversuche zur Bodenpräferenz

Die gleichzeitige Nutzung des Versuchsaufbaus als Hälterungsbecken hatte den Vorteil, daß sich die Tiere bis zur nächsten Kontrolle über den Zeitraum eines ganzen Tages an die Umgebung gewöhnen konnten. Versuchsbedingte Fehlergebnisse aufgrund von Streßverhalten oder unzureichender Eingewöhnungszeit im Versuchsaufbau können somit weitgehend ausgeschlossen werden.

Versuche zur Eingrabetiefe bei verschiedener Oberflächenstruktur

Durch die Verwendung von Versuchsküvetten, anstelle großflächiger Becken, konnten die Kröten bis zum Ende des Eingrabvorgangs beobachtet werden, ohne daß sie zur Ermittlung der Grabtiefe ständig hätten ausgegraben werden müssen. Da der aktuelle Sitzort der Individuen jederzeit sichtbar war, wurde die Verletzungsgefahr der sonst nicht zu lokalisierenden Tiere beim Ausgraben erheblich eingeschränkt. Beide Aspekte sind bei der Verwendung großer Versuchsbecken oder im Freiland nicht möglich.

Aufgrund der relativ geringen Neigung der Kröten während des Eingrabens vertikale Richtungswechsel durchzuführen, ist es relativ unwahrscheinlich, daß die Tiere wegen seitlichen Platzmangels Veränderungen in ihrem Grabverhalten zeigten. Bei Berührung einer Scheibe mit dem Hinterlauf wurde, ebenso wie bei Steinen oder Wurzeln im Boden, der nächste „Tritt“ etwas tiefer angesetzt.

Zwar wird beschrieben, daß Knoblauchkröten auch nach längeren Grabpausen erneute Grabaktivität zeigen können (vgl. MEISSNER 1973, NÖLLERT 1990), was unter Freilandbedingungen in der Regel aber nur auf die Veränderung der (unterirdischen) Umweltbedingungen - beispielsweise stark zunehmende Bodenfröste während der Hibernation oder Erschütterungen des Bodens im Zusammenhang mit landwirtschaftlicher Bewirtschaftung - zurückzuführen ist. Die in diesem Versuch ermittelten Ergebnisse können somit als weitgehend „endgültige“ Eingrabetiefen gewertet werden.

8.4.2 Ergebnisdiskussion

Wahlversuche zur Bodenpräferenz

Da durch die Genehmigung nur eine begrenzte Anzahl an Versuchstieren zur Verfügung stand, ist eine statistische Auswertung aufgrund der Pseudoreplikation der Ergebnisse nicht zulässig. Dennoch zeigen die Ergebnisse der Wahlversuche zweier alternativ angebotener Bodenarten bei gleichermaßen vegetationsfreier Oberfläche eine sehr deutliche Bevorzugung des anlehmigen Bodens. Eine Ursache hierfür dürfte die gegenüber Sandboden bessere „Stabilität“ bei gleichzeitig guter Grabbarkeit des Substrates sein. Wie von MEISSNER (1973) und JAHN (1997) beschrieben, werden die gegrabenen Höhlen von *Pelobates fuscus* von innen soweit befestigt und „ausgebaut“, daß am Ende des Ganges eine Sitz- und Atemhöhle entsteht, was unter sandigen Bodenverhältnissen sehr viel schwieriger ist.

Im folgenden Versuchsaufbau zeigte sich eine Präferenz für die vegetationslose Fläche, die vor allem in der leichteren Grabbarkeit begründet liegen dürfte. Prägungseffekte oder „Kenntnisse“ des individuellen Landlebensraumes unter Freilandbedingungen können mit dem beschriebenen Versuchsdesign nicht untersucht werden.

Aus welchem Grund die Zahl der nicht eingegrabenen Tiere zwischen beiden Geschlechtern teils relativ stark schwankte, kann nicht genau geklärt werden. Eine mit zunehmender Versuchsdauer streßbedingte Aktivitätssteigerung der männlichen Tiere könnte neben einer möglichen Verschiebung des ursprünglichen Tagesrhythmus als Ursache diskutiert werden. Eine weitere Vermutung könnte sein, daß weibliche Kröten einen stärkeren Drang sich einzugraben zeigen, möglicherweise um potentiellen Gefahren eines oberirdischen Aufenthalts zu entgehen. Für diesen Fall ließen sich hingegen kaum Argumente für ein entgegenstehendes Verhalten der Männchen finden.

Versuche zum Grabverhalten bei verschiedener Oberflächenstruktur

Die in Tab. 8.3.3 dargestellten Ergebnisse belegen eindeutig den hemmenden Einfluß, den die Vegetation auf die Eingrabbtiefe von *Pelobates fuscus* zeigt. Auch JAHN (1997) ermittelte für ihren Versuchsansatz „Grünland“ deutlich geringere Eingrabbtiefen als auf einer Ackersimulation, wo eine maximale Eingrabbtiefe von 8 cm erreicht wurde.

Wie an der Nutzung bereits vorhandener Lücken in der Durchwurzelung der Brachesimulation zu sehen war, erschwert und verzögert eine vegetationsreiche, dicht strukturierte Oberfläche den Eingrabvorgang der Knoblauchkröten wesentlich. Die hohe Zahl an nicht eingegrabenen oder nur in der Vegetation geduckten Individuen sowie zahlreiche vergebliche Versuche eines Grabvorgangs - nach MEISSNER (1970a) aufgrund der bipedalen Grabmotorik von *Pelobates fuscus* „Suchschieben“ genannt - belegen dieses. Diese Argumentation wird zudem durch die Beobachtungen von PAPENDIECK (2000) bestätigt, wonach die Brachekröten zum Vergraben (aktiv) Mauselöcher, Maulwurfshügel oder Stellen mit Offenboden aufsuchen. Der an diesen Stellen wahrscheinlich erhöhte Prädationsdruck durch Kleinsäuger kann bisher nicht quantifiziert werden, muß allerdings als eine mögliche Ursache für die geringeren Gesamtzahlen an Bracheindividuen diskutiert werden.

Die Einschränkung der Instinkthandlung des Vergrabens (vgl. SAVAGE 1942 u.a.) dürfte eine entscheidende Rolle bei Fragen der Fitness im Landlebensraum Brache spielen. Nach NÖLLERT (1990) ist der unterirdische Aufenthalt von *Pelobates fuscus* als ein Schutzmechanismus anzusehen, der das Tier vor dem Austrocknen bewahren, ihm gleichzeitig aber auch eine funktionierende Hautatmung ermöglichen soll. Der Anteil der Hautatmung wird für die vorliegende Art dabei mit etwa 50 % angegeben. Die von NÖLLERT (1990) gefundenen sommerlichen Eingrabbtiefen lagen häufig zwischen 10 und 20 cm, auf einem Trockenrasen bei nur 3 cm. Die von SAVAGE (1942) beschriebenen 2 m werden mittlerweile als Fehlmessung interpretiert, zumal sich auf landwirtschaftlich genutzten Flächen durch die intensive Bodenbearbeitung in 30-40 cm Bodentiefe, NÖLLERT (1990) spricht für Flächen bestimmter Bewirtschaftung von 50-60 cm, eine stark verfestigte Pflugsohle herausgebildet hat, die von den Tieren kaum zu durchdringen ist.

Fällt die Möglichkeit zum Eingraben in den kühlen und feuchten Boden weg, so daß ein Individuum den gesamten Tagesgang über innerhalb der Vegetation sitzen muß, so ist es dabei weit stärkeren Schwankungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit als unter der Erde ausgesetzt. Trotz der schattenspendenden Wirkung des hohen Deckungsgrades der Brachevegetation ist eine erheblich höhere physiologische Belastung, schließlich sogar die Gefahr der Austrocknung gegeben. Neben dem höheren Prädationsdruck auf der Oberfläche müssen auch diese Aspekte als mögliche Ursachen für die schlechtere Kondition und geringere Gesamtzahl der Knoblauchkröten des Agrarökosystems Brache diskutiert werden.

8.5 Zusammenfassung

Der beschriebene Versuchsaufbau mit Grabküvetten eignet sich sehr gut zur Überprüfung der Hypothese, wonach die (Oberflächen-) Struktur des Landlebensraumes entscheidenden Einfluß auf das Eingrabverhalten und die Eingrabetiefe von *Pelobates fuscus* hat. Die Mehrzahl der Tiere bevorzugt dabei anlehmigen Boden gegenüber Sandboden sowie vegetationsfreie gegenüber dicht bewachsenen Strukturen. Das Eingraben der Tiere ist in der zuletzt genannten Brachevegetation stark eingeschränkt, die Eingrabetiefe deutlich reduziert, so daß diese Individuen weit höheren Belastungen und Gefahren ausgesetzt sind als die Ackerkröten.

9 Laborversuche zum Einfluß der Habitatstruktur auf den Beutefangerfolg

9.1 Einleitung

Als eine mögliche Ursache der vorgestellten Differenzen hinsichtlich morphometrischer Parameter und Kondition zwischen Acker- und Brachekröten wurde bereits der Einfluß des Raumwiderstands dieser unterschiedlich strukturierten Habitate angesprochen. Die Auswirkungen dieser Strukturen auf den Beutefangerfolg von *Pelobates fuscus* sollten deshalb in einem Fütterungsversuch unter Laborbedingung genauer untersucht werden.

Die diesem zweiten Laborexperiment zugrunde liegende Überlegung war, daß die Tiere, die den Sommerlebensraum Acker nutzen, größer und schwerer als die Brachetiere sind, weil sie in den „geordneten“ Strukturen eines Getreidefeldes schneller und effektiver potentielle Nahrungstiere entdecken und fangen können als die Brachekröten.

9.2 Material und Methoden

Da diese Frage im Freiland methodisch nur eingeschränkt zu bearbeiten ist (vgl. ROMANOWSKY 2000), wurden die Fütterungsversuche in einem abgedunkelten Kellerraum durchgeführt. Dazu wurden nach dem Ende der Laichzeit 1997, unabhängig von der Frage, in welchen Sommerhabitat sie zurückwanderten, insgesamt 22 Weibchen gefangen. Die Entnahme der Amphibien erfolgte mit Genehmigung der Bezirksregierung Braunschweig vom 02. 02. 1998 (Aktenzeichen 503.2.222. 02.BS).

Als potentielle Nahrungstiere wurden Heimchen (*Acheta domestica*) einer Körperlänge zwischen 1,5 und 2,0 cm verwendet, die nach BUCK (1993) im Bereich der von *Pelobates fuscus* bevorzugten Beutegröße (5 bis 20 mm) liegt. Heimchen wurden gegenüber den im Untersuchungsgebiet vorkommenden Bodenarthropoden (vgl. Kap. 10) vorgezogen, um für die gesamte Dauer des Versuchs eine gleichbleibende Menge, Größe und Aktivität der Beutetiere zu gewährleisten sowie mögliche Präferenzen für bestimmte Nahrungstiere auszuschalten.

Fünf Becken (Grundfläche etwa 30 x 40 cm) wurden mit feuchtem Tonboden etwa 3 cm hoch gefüllt, die Fläche eingeebnet und getrocknet, so daß ein Vergraben der Tiere nicht möglich war. Anschließend wurde eine dem Freilandhabitat ähnliche „Ackerstruktur“ simuliert, wofür auf der Fläche etwa 150 Holzstäbchen in vier Reihen mehr oder weniger „geordnet“ in den Boden gesetzt wurden (Abb. 9.2.1). Diese wurden – ähnlich der Vegetationsstruktur eines Getreidefeldes – überwiegend senkrecht plaziert und nur vereinzelt auf den Boden gelegt oder schräg eingesetzt. Der zwischen zwei Getreidereihen im Freiland bestehende Abstand von etwa 10 cm wurde auch im Versuch berücksichtigt.

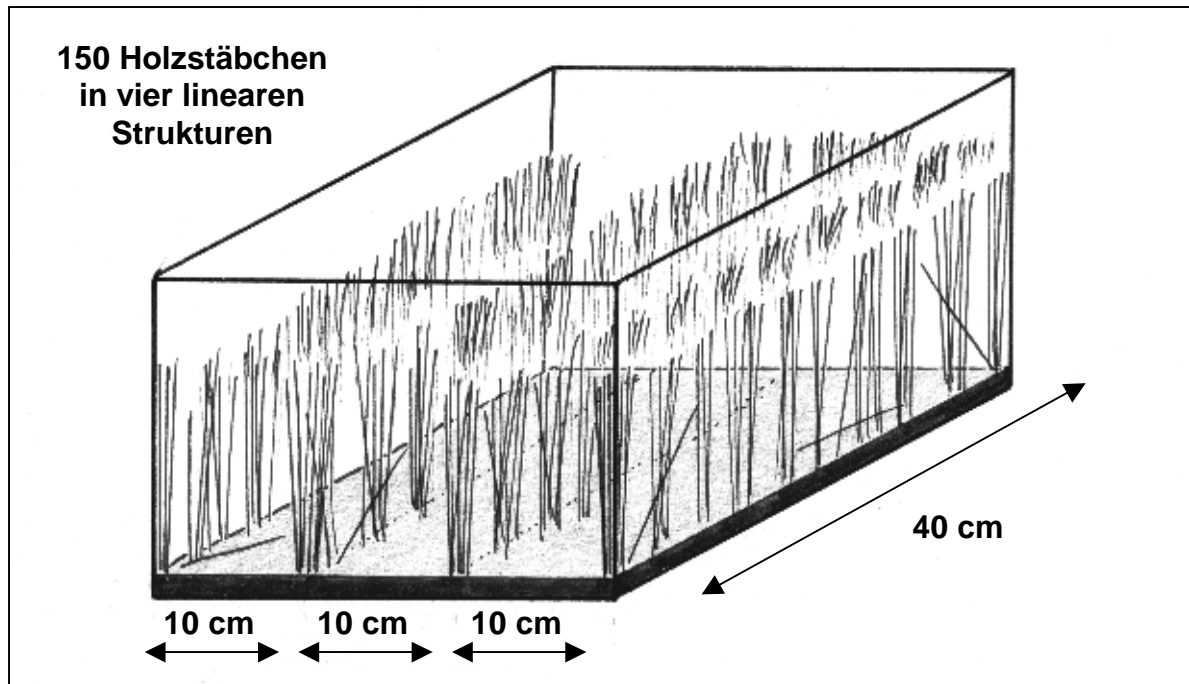


Abb. 9.2.1: Versuchsaufbau zur Simulation der Ackerfläche

In jedes dieser fünf Strukturbecken wurde gegen 19 h abends jeweils eine Knoblauchkröte eingesetzt. Damit sich die Tiere an die Umgebung gewöhnen konnten, wurde der bis auf ein kleines Fenster abgedunkelte Keller für zwei bis drei Stunden verlassen und das Licht gelöscht. Nach dieser Zeit wurde nur noch mit einer Rotlichtlampe bzw. mit dem verbleibenden nächtlichen Restlicht gearbeitet. Die Raumtemperatur lag konstant bei 14-15 °C.

Zwischen 21 und 22 h wurden drei Heimchen in jedes Versuchsbecken gesetzt und diese nach 25 Minuten ($t = 25$) mit der Rotlichtlampe auf die Anzahl der noch vorhandenen Beutetiere abgesucht. Dabei wurde außerdem vermerkt, ob sich die Kröten zwischenzeitlich bewegt hatten. Nach 50 Minuten ($t = 50$) wurde das Licht eingeschaltet und die Amphibien umgehend aus dem Versuch herausgenommen, bevor die Becken abschließend noch einmal gründlich auf zurückgebliebene Heimchen abgesucht wurden.

Nach den Versuchsdurchläufen des Strukturtyps Getreideacker wurden die Holzstäbchen aus dem Becken herausgenommen und der Boden erneut geglättet. Anschließend wurde mit der gleichen Anzahl an Stäbchen die Struktur einer Brache simuliert (Abb. 9.2.2). Hierbei wurden die Hölzchen ungeordnet auf der Fläche verteilt, ein Großteil wurde schräg in den Boden gesteckt bzw. hingelegt, woraus sich eine der mehrjährigen Brachefläche des Untersuchungsgebietes ähnliche Struktur ergab. Die Versuchsdurchläufe der „Brachesimulation“ wurden analog zu der vorangegangenen „Ackersimulation“ durchgeführt.

Aufgrund der begrenzten Zahl an genehmigten Versuchstieren, mußte der Stichprobenumfang auf 64 Einzeldurchläufe (Pseudoreplikationen), zur Hälfte in jedem Strukturtyp, begrenzt werden. Um Sättigungseffekte auszuschließen, wurden die Tiere vor dem ersten und jedem weiteren Versuchsdurchlauf für mindestens 7 Tage ohne Nahrung gehalten.

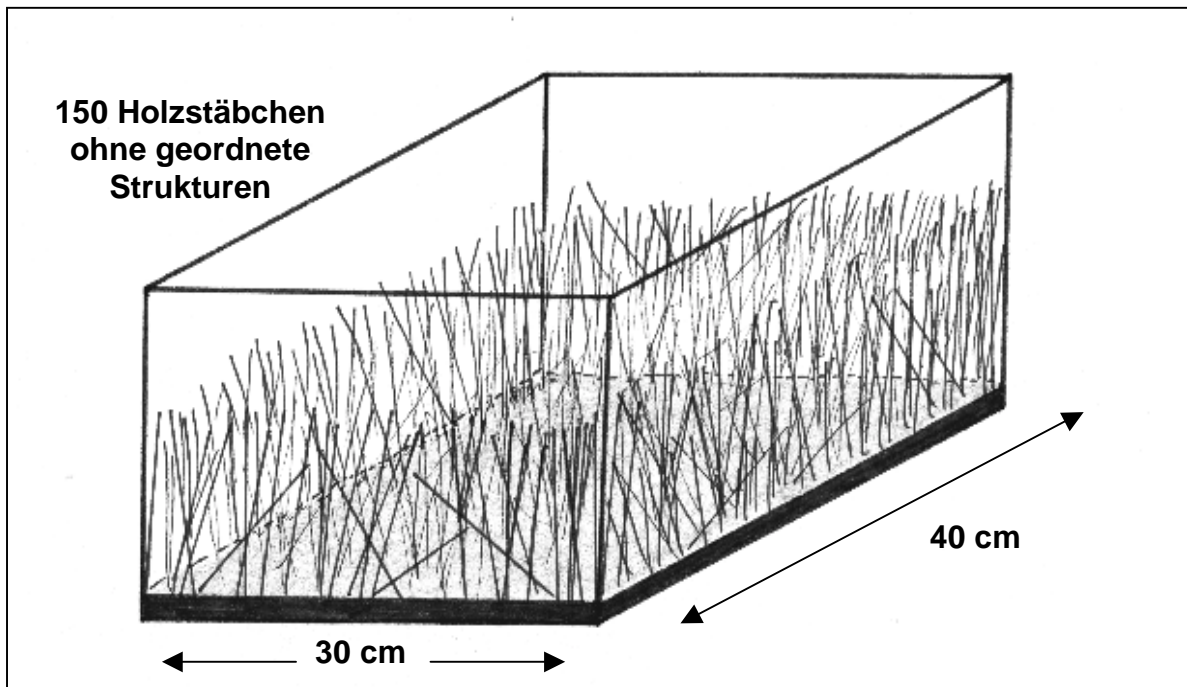


Abb. 9.2.2: Versuchsaufbau zur Simulation der Brachefläche

9.3 Ergebnisse

Die Ergebnisse des Beutefangversuchs sind in Abb. 9.3.1 dargestellt. Die Graphik gibt die Anzahl der zu den verschiedenen Zeitpunkten ($t = 0$ Min., $t = 25$ Min., $t = 50$ Min.) noch in der Versuchsanlage befindlichen Beutetiere (*Acheta domestica*) an.

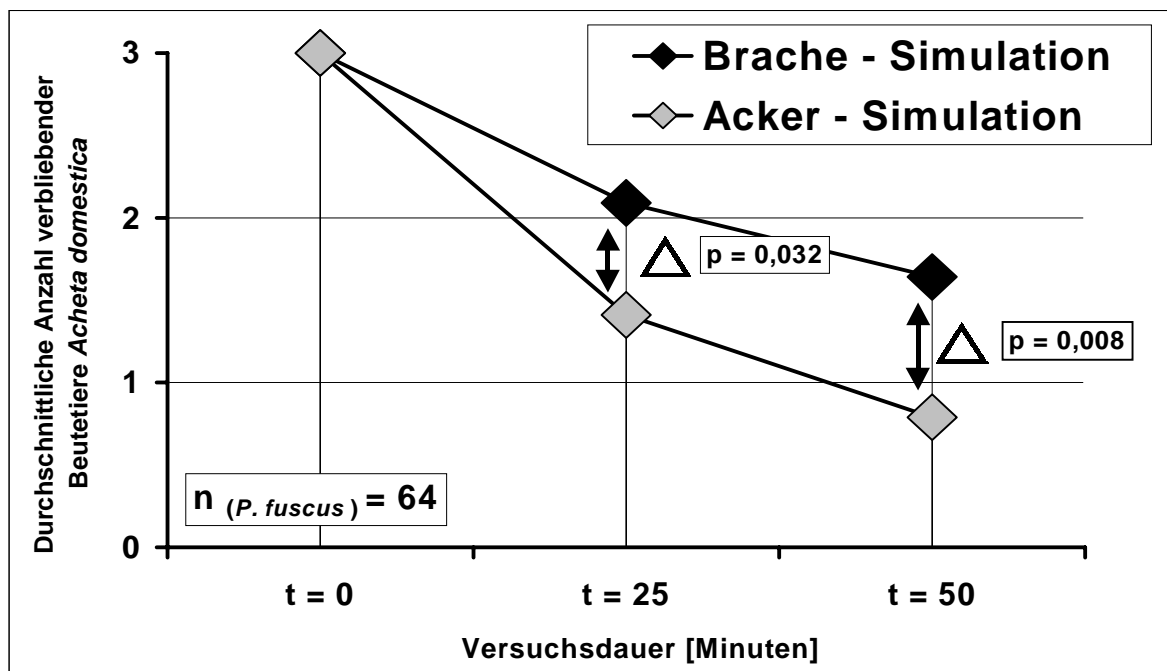


Abb. 9.3.1: Durchschnittliche Anzahl der zu den verschiedenen Versuchszeitpunkten des Fütterungsversuches noch in den Becken befindlichen Heimchen (*Acheta domestica*) - Signifikanzniveaus nach Wilcoxon-Test

Nach einer Versuchsdauer von 25 Minuten ($t = 25 \text{ Min.}$) konnten in der Brache-simulation im Durchschnitt noch 2,09, im Ackerversuch 1,41 Beutetiere gefunden werden (Wilcoxon-Test $p = 0,032$, signifikant). Zum Ende der Versuchsdurchläufe nach 50 Minuten ($t = 50 \text{ Min.}$) waren in der Brache durchschnittlich noch 1,64 Heimchen, im Ackerversuch 0,79 Tiere und somit weniger als die Hälfte der Brachetiere übrig (Wilcoxon-Test $p = 0,008$, hochsignifikant).

9.4 Diskussion

9.4.1 Methodenkritik

Die Verwendung von Holzstäbchen zur Simulation der realen Vegetationsstruktur der im Untersuchungsgebiet vorliegenden Agrarhabitate wurde gewählt, um die Gleichmäßigkeit der Versuchsstrukturen für den gesamten Versuch gewährleisten zu können. Getreide bzw. Grassoden wären durch das Eingraben der Kröten in den Boden (vgl. Kap. 8) sowie insbesondere durch das Heraussammeln der verbliebenen Heimchen nach Versuchsende zunehmend zerstört worden.

Der erhöhte mechanische Widerstand von Holzstäbchen gegenüber dem Pflanzenmaterial dürfte aufgrund der Jagdweise von *Pelobates fuscus* eher geringere Auswirkungen auf die Versuchsergebnisse gehabt haben, als es bei Organismen mit aktiven Beutefangstrategien der Fall wäre. Randeffekte, bei denen sich die Beutetiere bevorzugt entlang der Glasscheiben bewegen, traten in beiden Simulationen in ähnlicher Weise auf und konnten nur kurzzeitig beobachtet werden. Beide Überlegungen dürften keinen entscheidenden Einfluß auf die unterschiedlichen Ergebnisse gehabt haben.

Der Einsatz von *Acheta domestica* als Beutetier empfiehlt sich, da ihr Bewegungsmuster weitgehend dem der - von *Pelobates fuscus* als Beutetiere bevorzugten - Carabiden (vgl. Kap. 10) entspricht. Zudem erwiesen sich die Heimchen als groß und agil genug, um während der Dunkelheit nur mittels eines Rotlichts beobachtet und gezählt werden zu können. Aktivitätsunterschiede von *Acheta domestica* innerhalb einer bestimmten Struktur konnten nicht beobachtet werden.

9.4.2 Ergebnisdiskussion

Der vorliegende Versuch bestätigt die eingangs gestellte These, wonach die Vegetationsstruktur des Landlebensraumes deutlichen Einfluß auf den Beutefangerfolg von *Pelobates fuscus* nimmt. Die signifikanten Unterschiede zwischen beiden Simulationen belegen, daß die nicht linear strukturierte Brache die Effizienz des Nahrungserwerbs entscheidend hemmt. Wie von STOEGER & SCHNEEWEISS (1999) in Bezug auf die Studie von KNEITZ (1998) beschrieben, wirkt sich der hohe Raumwiderstand einer stark verfilzten Ruderalvegetation negativ auf die Mobilität der Amphibien aus. Aus den vorliegenden Beobachtungen kann geschlossen werden, daß dieser in gleichem Maße auch die Aktionsradien der Arthropoden einschränkt. Aufgrund der „sit and wait“-Strategie von *Pelobates fuscus* (vgl. COGALNICEANU et al. 1998), führt die lineare Struktur eines Getreideackers somit zu einem häufigeren Aufeinandertreffen, was Voraussetzung für den Beutefangerfolg der Amphibien ist.

Die mit zunehmender Versuchsdauer anwachsende, durch die statistischen Tests gestützte Differenz zwischen beiden Simulationen verdeutlicht diese Beobachtung. Obwohl die Beutedichte in der Brachesimulation zum Zeitpunkt $t = 25$ Minuten um fast die Hälfte höher als im Ackerversuch lag, konnten bis zu Versuchsende ($t = 50$ Minuten) nur 21,5 % der Beutetiere gefressen werden. In der Ackersimulation wurden trotz der geringeren Beutedichte im gleichen Zeitraum noch 44 % der Heimgarnelen gefressen, was belegt, daß sich die suboptimale Struktur des Brachehabitats um so stärker negativ auf den Fangerfolg auswirkt, je geringer die Aktivitätsdichte der Beutetiere ist. In Kombination mit der in Kap. 4. angesprochenen Konkurrenz-situation der Bracheindividuen mit anderen Amphibienarten scheinen sich diese beiden negativen Einflußfaktoren gegenseitig zu potenzieren.

9.5 Zusammenfassung

Die Ergebnisse des vorgestellten Laborversuchs zur Ermittlung des Einflusses der Habitatstruktur auf den Beutefangerfolg von *Pelobates fuscus* lassen sich mit der beschriebenen Methodik sehr gut auf die natürlichen Freilandhabitate übertragen. Die Bedeutung des „Gunstraumes“ Acker für eine effiziente Nahrungssuche wird signifikant belegt.

10 Freilanduntersuchung zum Nahrungspotential

10.1 Einleitung

Der Grad der Biodiversität in Agrarökosystemen hängt nach SOUTHWOOD & WAY (1970, zit. bei ALTIERI 1999) von den vier Hauptcharakteristika „diversity of vegetation“, „permanence of the various crops“, „intensity of management“ sowie „extent of the isolation from natural vegetation“ ab.

Einzelaspekte der angeführten Charakteristika, insbesondere zu Fragen der Bewirtschaftung und der vegetationsbedingten Struktur des Sommerlebensraumes von *Pelobates fuscus*, sind bereits in den vorangegangenen Kapiteln beschrieben und diskutiert worden. Mit der folgenden Untersuchung sollte an die in Kap. 9 dargestellten Fütterungsversuche angeknüpft werden. Wichtig erschien dabei die Frage nach der für die Knoblauchkröten unter realen Freilandbedingungen potentiell verfügbaren Beutetierfauna der beiden Agrarökosysteme Acker und Brache.

Unter dem Schwerpunkt einer nachhaltigen Landnutzung stellte KROMP (1999) für die Biodiversität von Laufkäfern fest „Crop fields can be very rich in arthropod species“. Im Gegensatz zu einer bloßen Artenerfassung aller Bodenarthropoden, spielen aufgrund ihrer streng nachtaktiven Lebensweise (vgl. ENGELMANN et al. 1985, NÖLLERT 1990) für *Pelobates fuscus* allerdings vornehmlich dämmerungs- und nachtaktive Bodenarthropoden eine Rolle als potentielle Beutetiere. Da Laufkäfer (Carabidae) mittlerer Größe nach herrschender Meinung den Hauptanteil am Beutespektrum der Knoblauchkröte darstellen (vgl. dazu MAZUR 1966, JUSZCZYK 1974 sowie SCERBAK & SCERBANJ 1980, zit. bei NÖLLERT 1990, BUCK 1993 u.a.), wurde besonderes Augenmerk auf diese Gruppe gelegt.

10.2 Material und Methoden

Die Bestandsaufnahme der Bodenarthropodenfauna beider Untersuchungsflächen wurde anhand von Barberfallen über einen Zeitraum von drei Wochen von Mitte Juli bis Anfang August 1998 vorgenommen. Nach LÖVEI & SUNDERLAND (1996) stellen diese die gängigste Methode zur Erfassung und Untersuchung von Laufkäferbeständen dar und erlauben es, über definierte Flächen und Zeiträume, die Aktivitätsabundanz an Bodenarthropoden zu erfassen.

In beiden Standorten wurden je 10 Barberfallen (500 ml Volumen, 9 cm Öffnungsdurchmesser) als Totfalle mit 20 ml 4%-igen Formalin (V/V) beschickt, ebenerdig eingegraben und zum Schutz von Kleinsäugern mit einem Drahtgitter überspannt. Das Verteilungsmuster der Fallen auf den Untersuchungsflächen war mit Abständen von 10 - 20 m willkürlich gewählt. Jeweils fünf Fallen dienten dem einmal wöchentlich kontrollierten Gesamtfang (Tag und Nacht), fünf Fallen dem reinen Dämmerungs- und Nachtfang (im weiteren als „Nachtfänge“ bezeichnet). Die durchschnittlichen Temperaturen während der Bestandsaufnahme lagen zwischen 17,8 und 19,4°C, die durchschnittliche Niederschlagsmenge bei 1,9 mm.

Die gefangenen Tiere wurden in Isopropanol fixiert, die Bestimmung erfolgte bei den Laufkäfern bis zur Art, bei den übrigen Taxa bis zur Ordnung, Unterordnung oder Familie. Die Arthropoden wurden nach Bestimmungsliteratur sowie Angaben von BRANDL & TOPP (1985) in Größenklassen eingeordnet. Unter Verwendung der reinen Nachtfänge als Referenz, wurden die während des gesamten Zeitraumes ermittelten Summen derselben Arten (Tag- und Nachtfänge) - als potentiell dämmerungs- und nachtaktiv und somit potentiell als Beute von *Pelobates fuscus* zur Verfügung stehend - hochgerechnet.

10.3 Ergebnisse

Eine Gesamtliste der Bodenarthropodenfauna der Standorte Acker und Brache findet sich im Anhang (Kap. 14.6) ebenso wie die Aufteilung der Gesamt- und Nachtfänge. Auf der Ackerfläche wurden insgesamt 1.777, auf der Brachfläche 922 Bodenarthropoden gefangen, was einem Verhältnis von 1,93 : 1 entspricht. Bei ausschließlicher Betrachtung der Nachtfänge zeigte sich ein Verhältnis von 1,37 : 1, unter Verwendung der Nachtfänge als Referenz für alle Fänge, ein hochgerechneter Wert von 2,58 : 1 von Acker zu Brache.

Greift man aus diesen Listen die von *Pelobates fuscus* bevorzugte Körpergröße der Beutetiere von 5 bis 20 mm (vgl. BUCK 1993), ebenso wie die Gruppe der Laufkäfer (Carabidae) heraus, so errechnet sich ein Verhältnis dieser potentiellen Beutetiere von 2,34 : 1 zwischen Acker und Brache. Aus dieser Auswertung in Abb. 10.3.1 wird ersichtlich, daß auf der untersuchten Ackerfläche überwiegend die kleineren Laufkäferarten *Platynus obscurus* und *Loricera pilicornis* in erheblichen Zahlen vertreten waren, während auf der Brache mit *Pseudophonus rufipes* und *Pterostichus melanarius* zwei größere Carabiden, allerdings in weit geringeren Abundanzen, gefangen wurden.

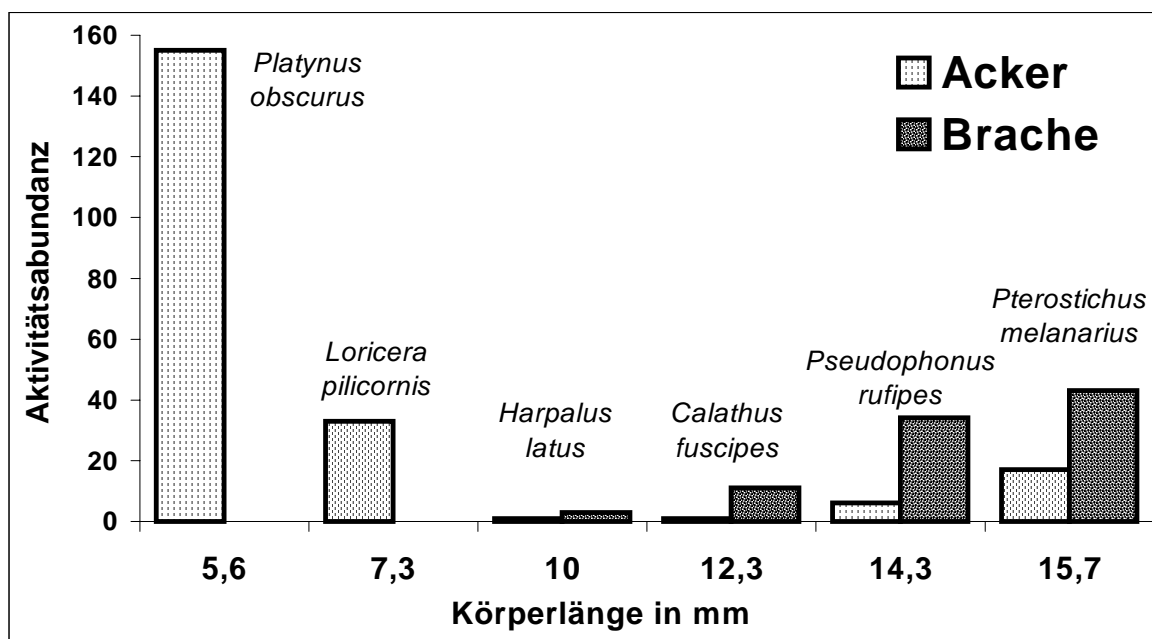


Abb. 10.3.1: Abundanz der *Pelobates fuscus* potentiell zur Verfügung stehenden Laufkäfer (Carabidae) beider Standorte (aus ROMANOWSKY & TOBIAS 1999, verändert)

10.4 Diskussion

Die Fangmethodik anhand von Barberfallen soll an dieser Stelle nicht eingehend diskutiert werden. Die allgemein bekannten Vor- und Nachteile dieser Technik (vgl. BAARS 1979, MÜLLER 1984, BASEDOW 1987 u.a.) gelten gleichermaßen für die Bewertung der vorliegenden Ergebnisse.

Die höhere Gesamtzahl der im Ackerhabitat gefangenen Bodenarthropoden läßt sich über den weit geringeren Raumwiderstand dieser Untersuchungsfläche interpretieren. So sind Arthropodenaktivitäten an die Vegetation gebunden (vgl. THIELE 1964) und werden durch hohe Deckungsgrade eingeschränkt. Auch nach STEIN (1965) haben neben kleinklimatischen Unterschieden und Substratverhältnissen insbesondere Oberflächenprofile, als aktivitätsbestimmende Faktoren der Arthropoden, Einfluß auf die Fängigkeit von Barberfallen. Die Ergebnisse der Beutefangversuche in Kap. 9 werden durch die Freilanderhebung des tatsächlich verfügbaren Beutepotentials der Knoblauchkröten somit bestätigt.

Die Ackerfläche bietet nicht nur indirekt, hinsichtlich der Aktivitätsabundanzen der Laufkäfer, sondern auch direkt durch den geringeren Raumwiderstand große Vorteile für die Ackerkröten. So ist das Wahrnehmen von Bewegungen in den weiträumigeren Ackerstrukturen besser möglich und kann gegebenenfalls ein „Nachsetzen“ erfolgen, sofern ein erster Beutefangversuch keinen Erfolg hatte. Letzterer erscheint in der dichten Brachevegetation weit weniger erfolgversprechend.

Die ausgeprägte Aktivitätsabundanz der beiden Laufkäferarten *Platynus obscurus* und *Loricera pilicornis* mit einer geringeren Körperlänge am Standort Acker muß insbesondere hinsichtlich der Ernährungssituation von juvenilen und subadulten Knoblauchkröten als entscheidender Vorteil gewertet werden. Da die frisch metamorphosierten Amphibien zur Untersuchungszeit im Sommer erstmals in den Landhabitat wechseln, können sie gegenüber den Bracheindividuen bereits frühzeitig eine deutlich höhere Beuteverfügbarkeit nutzen. Die recht hohe Zahl an Dipteren (vgl. Tab. 14.6.3), die neben den Coleopteren eine für frisch metamorphosierte Tiere häufige Nahrungsquelle darstellen (vgl. GOLAY et al. 1995 für *Bufo calamita*), macht zusätzlich den „Gunstraum“ Acker für Jungtiere deutlich. Diese frühen Wachstumsvorteile tragen nicht nur zu einer höchstwahrscheinlich weit geringeren Mortalität während der ersten Überwinterung bei, sondern dürften darüber hinaus einen großen Anteil an der besseren Konstitution der adulten Ackertiere beitragen.

Die auf der Brachefläche in höheren Abundanzen ermittelten größeren Arten *Pseudophonus rufipes* und *Pterostichus melanarius* bieten den Brachekröten zwar eine aufgrund der Größe energiereichere Beute, doch liegt in diesem Habitattyp auch eine weit größere Konkurrenz zu anderen Amphibienarten vor. Zudem waren im untersuchten Zeitraum die kleineren Arten auf der Brache nicht aktiv, was die Ernährungssituation der Jungtiere stark einschränkt.

Der Einfluß der Bewirtschaftung auf die Arthropodenfauna ist bereits in Kap. 7.4.2 angesprochen worden. Bricht durch Ernte oder Bodenbearbeitung ein Großteil der Beutetierpopulation zusammen, so erfolgt der Neuaufbau über junge Tiere, die Ernährungssituation der Juvenilen verändert sich somit nicht wesentlich. Durch neu- bzw. wiedereinwandernde (größere) Arten baut sich auch für die Adulten nach geringer Zeit wieder das alte Beutetierpotential auf (vgl. ROMANOWSKY 2000).

Die adulten Knoblauchkröten hingegen dürften den Nachteil des relativ geringeren Anteils großer Beutetiere, wie er Ausdruck einer intensiven Bewirtschaftung ist (vgl. HEYDEMANN & MEYER 1983, zit. bei RATHS & RIECKEN 1999), auf dem Acker weitestgehend durch den strukturbedingt höheren Jagderfolg wettmachen (vgl. Kap. 9). Es kann davon ausgegangen werden, daß die hohe Effizienz des Beutefangs auf der Ackerfläche dazu führt, daß auch kleine Beutetiere mit nur vergleichsweise geringem Energiepotential gefressen werden. Aufgrund der hohen Zahl an verfügbaren Beutetieren wirkt sich dieses in einer „Kosten-Nutzen-Analyse“ des Fangversuches für die Kröte nicht negativ aus.

Da mit Barberfallen nur der jeweils „aktive“ Teil der Arthropodenfauna ermittelt werden kann, müssen abschließend die jahreszeitlichen Aktivitätsunterschiede verschiedener Laufkäferarten angesprochen werden. Nach LINDROTH (1945) weisen die hier beschriebenen sechs Arten ihre Aktivitätsschwerpunkte in den Sommermonaten auf. Es kann allerdings angenommen werden, daß zu anderen Jahreszeiten oder Witterungsbedingungen andere bzw. die beschriebenen Arten in abweichenden Abundanzen gefangen werden. Diese Unterschiede würden beispielsweise im Frühjahr zu einer veränderten Nahrungssituation der nach der Laichzeit in den Sommerlebensraum zurückkehrenden Adulttiere führen.

Die weiterführenden Untersuchungen von ROMANOWSKY (2000) konnten für den Frühsommer wie auch den Herbst annähernd gleiche Abundanzen von Laufkäfern auf beiden Flächen ermitteln, wobei auf der Brache zusätzlich größere Arten gefangen wurden. Die für den Hochsommer beschriebene temporär verbesserte Nahrungsverfügbarkeit - insbesondere der Jungtiere - im Landlebensraum Acker kann demnach nicht allein zu den in Kap. 6.3.3 und 7.3.3 beschriebenen höheren (Zuwachsraten der) Konditionsindizes der Ackertiere führen. Neben der bereits mehrfach erwähnten Konkurrenz zu anderen Amphibienarten, wird aus dem - nur vorübergehend schlechteren - Beutetierpotential der Brache vielmehr die überragende Bedeutung des Einflusses der Raumstrukturen (vgl. Kap. 9) deutlich.

10.5 Zusammenfassung

Die Bodenarthropodenfauna der Untersuchungsflächen zeigt auf der Ackerfläche ein - aufgrund des geringeren Raumwiderstands der Vegetation - deutlich höheres verfügbares Beuteangebot für die von *Pelobates fuscus* bevorzugten dämmerungs- und nachtaktiven Carabiden. Zum Untersuchungszeitpunkt bieten insbesondere die kleinen Laufkäferarten hervorragende Nahrungsbedingungen für juvenile und subadulte Knoblauchkröten in diesem Sommerhabitat.

11 Einordnung und Ausblick der vorliegenden Untersuchung

Zum Abschluß der Arbeit soll noch einmal auf die in der Einleitung angesprochene Kombination einer mehrjährigen populationsökologischen Amphibien-Untersuchung mit dem Themenfeld der Agrarökologie eingegangen werden. Dabei wird zum einen versucht die Bedeutung der genannten Forschungsbereiche abzuschätzen, zum anderen wird die Bedeutung der untersuchten Population für das ökosystemare Gefüge des untersuchten Ackerhabitats dargestellt. In Anlehnung an die Bewertungen des Kap. 4 wird schließlich ein Ausblick für die zukünftige Dynamik der untersuchten Population gegeben. Dieses Abschlußkapitel bildet somit die „integrative Klammer“ der vorliegenden Untersuchungen.

11.1 Bedeutung mehrjähriger Untersuchungen

Viele Autoren haben die Forderung nach der Mehrjährigkeit ökologischer Studien aufgestellt, um gesicherte Aussagen über den Bestand von Populationen machen zu können (vgl. CONNELL & SOUSA 1983, PECHMANN et al. 1991, HENLE 1996, JEHL 1997 u.a.). Aus den in der vorliegenden Studie ermittelten Ergebnissen wird dabei einmal mehr deutlich, daß sich populationsdynamische Analysen an Organismen mit einer r-Strategie der Fortpflanzung (hier *Pelobates fuscus*) nur aus der Betrachtung mehrerer Aktivitätszyklen ergeben können.

So hätte ein kürzerer zeitlicher Ausschnitt in der vorliegenden Studie weder das allmähliche Anwachsen der morphometrischen Parameter der Gesamtpopulationen aufzeigen, noch Fragen des Wiederkehrverhaltens einzelner Individuen analysieren können. Wenn auch in der Praxis Untersuchungen mit einer Länge von mindestens dem „turn-over“ einer Population aufgrund finanzieller Engpässe und der enormen Arbeitsintensität die absolute Ausnahme bleiben werden, so kann doch der Wert solcher Studien nicht hoch genug eingestuft werden.

Auf lokaler Ebene lassen sich nur anhand mehrjähriger Analysen gesicherte Aussagen und Empfehlungen zum Entwicklungspotential und notwendigen Schutz von Amphibienpopulationen, insbesondere im Konfliktfeld mit Gewässernutzung, Straßenverkehr oder Landwirtschaft machen. Regional und überregional können erst durch langjährige Beobachtungen Metapopulationskonzepte erarbeitet und Bestandsveränderungen nachgewiesen werden, die dann - beispielsweise in den Roten Listen - als Grundlage der Planung fungieren. Selbst wenn Beispiele wie die mehr als zwanzigjährigen Untersuchungen an Urodelen in Virginia (USA) oder die Dauerbeobachtungen auf der Wiener Donauinsel teilweise nur ein eingeschränktes Spektrum an Fragestellungen abdecken können, liefern doch gerade sie die unerläßliche Basis zur Erforschung des weltweiten Amphibiensterbens (vgl. HENLE & STREIT 1990, PECHMANN et al. 1991, DUNSON et al. 1992, BLAUSTEIN et al. 1994, PECHMANN & WILBUR 1994, BLAUSTEIN & WAKE 1995, STICHT 1997, HALLIDAY 1998).

Für die Zukunft ist dabei zu erwarten, daß verstärkte Forschungstätigkeit auf die Auswirkungen globaler Klimaveränderungen (BEEBEE 1995) sowie die komplexen Zusammenhänge zwischen Bestandsveränderungen in verschiedenen Regionen der Welt gelegt wird. Die 1990 gegründete, internationale Arbeitsgruppe DAPTF (Declining Amphibian Populations Task Force) liefert hierbei wichtige Pionierarbeit (vgl. BAKER 1997).

11.2 Bedeutung der Analyse terrestrischer Habitate

Wie die Diskussion der einzelnen Literaturzitate gezeigt hat, gehört *Pelobates fuscus* noch immer zu den weitgehend unbekannten Arten der heimischen Fauna und selbst mehrjährige Untersuchungen haben in der Regel nur eingegrenzte Fragestellungen bearbeitet. Dieses wird insbesondere in der Kombination mit dem Themenfeld „Lebensraum Agrarökosystem“ deutlich, für das erst in jüngster Zeit das Interesse zu wachsen scheint.

Bedenkt man jedoch, daß gerade Agrarökosysteme mehr als die Hälfte der Fläche der Bundesrepublik Deutschland ausmachen (UMWELTBUNDESAMT 1997), so erscheint es um so dringlicher - neben den Analysen wirtschaftlich bedeutsamer Arthropoden - endlich auch die seit langem ausstehenden populationsökologischen Untersuchungen an Wirbeltieren und speziell der Gruppe der Amphibien vorzunehmen (vgl. auch JEHLE 1997, KNEITZ 1999). Nicht zuletzt im Hinblick auf die sich stetig wandelnden Probleme, gesetzlichen Bestimmungen und gesellschaftlichen Anforderungen an die „ordnungsgemäße Landwirtschaft“ wird die Bedeutung ersichtlich, sich diesen - in der heutigen Kulturlandschaft dominierenden - Flächen in Zukunft verstärkt vor dem Hintergrund ökologisch-nachhaltiger Aspekte zu widmen.

Interessant wäre in diesem Zusammenhang beispielsweise die Durchführung einer ähnlichen Studie zum Vergleich von Populationen in konventionell und ökologisch bewirtschafteten Ackerflächen. In der Hoffnung auf die Förderung der Artendiversität in agrarisch geprägten Lebensräumen kann die Aussage von ALTIERI (1999) „A key strategy in sustainable agriculture is to restore functional biodiversity of the agricultural landscape“ daher unkommentiert übernommen werden.

11.3 Bedeutung der untersuchten Population für das Agrarökosystem

In der vorliegenden Arbeit wurde versucht, den Einfluß der Agrarökosysteme und ihrer Strukturen für die Populationsökologie der Knoblauchkröten vielfältig zu ergründen. In diesem Zusammenhang darf allerdings nicht nur die Bedeutung des Lebensraumes für die Population betrachtet werden, sondern ist gleichermaßen auch die Bedeutung der Population für das Lebensraumgefüge zu bewerten.

Im folgenden soll daher analysiert werden, welches Nahrungspotential vom Sommerlebensraum vorgehalten werden muß bzw. wie viele Arthropoden in einem Jahr von den Knoblauchkröten vertilgt werden müssen, um das Fortbestehen und die (körperliche) Entwicklung einer Amphibienpopulation - hier speziell der Ackerindividuen - zu sichern

11.3.1 Bedeutung der weiblichen Individuen

Eingangswerte für die Berechnung

- M_{juvenil}** Körpermasse der frisch metamorphosierten Individuen zum Zeitpunkt der Abwanderung vom Gewässer in den Landhabitat. Da bei diesen eine Unterscheidung in Männchen und Weibchen noch nicht vorgenommen werden kann, gilt der Durchschnittswert in der Berechnung entsprechend für beide Geschlechter. Die Körpermasse der Jungtiere setzt sich aus den Energiereserven des befruchteten Eis und der im aquatischen Biotop aufgenommenen Nahrung zusammen und wird als Startwert „in den Landlebensraum importiert“.
 M_{juvenil} ergibt sich aus dem 1999 bei einer Stichprobe von $n = 147$ juvenilen Tieren berechneten Mittelwert von 2,98 g Körpermasse.
- M_{adult}** Körpermasse der adulten Individuen während der Anwanderung.
- $M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}$** Differenz der Körpermassen zwischen Anwanderung als Adulttier und Abwanderung als Jungtier. Diese entspricht der „Aufbauleistung“, die innerhalb des terrestrischen Biotops geleistet wurde.
- $WF_{8,8} =$** Nach Angaben von BUCK (1993) wird pro Gramm Körpermassenzuwachs eine Nahrungsmenge von 8,8 g benötigt, was in der Rechnung als Wachstumsfaktor (WF) seinen Eingang findet.

Korrekturfaktoren

Um die Berechnung zu hoher Beutemengen zu vermeiden, sollen nicht eindeutig abschätzbare Parameter mit Korrekturfaktoren belegt werden. Da für diese leider keine Literaturwerte vorliegen, sollen Annahmen aus dem Gesamtzusammenhang der Untersuchung herangezogen werden.

- $KF_{\text{ext. Hab.}} = 0,95$** Es ist nicht auszuschließen, daß möglicherweise einzelne wenige Individuen aus anderen Lebensräumen auf den untersuchten Ackerhabitat zugewandert sind, was aufgrund der beschriebenen Entfernungen zu anderen Gewässern jedoch nur in Ausnahmefällen möglich erscheint. Ebenso ist das sehr seltene Wechseln einzelner Individuen vom Lebensraum Brache oder aus anderen angrenzenden Bereichen in den Ackerhabitat beobachtet worden. Aus diesen Gründen soll ein Korrekturfaktor von 5 % eingeführt werden, der die Wachstumsleistungen der „externen Habitate“ (negativ) berücksichtigt.
- $KF_{1996} = 0,98$** Für das erste Jahr 1996 soll eine Wiederkehrquote von nur 2 % angesetzt werden, um die äußerst geringe Möglichkeit zu berücksichtigen, daß einzelne Individuen eventuell bereits zuvor an einer Laichwanderung hätten teilnehmen können. Diese Überlegung folgt den Analysen aus Tab. 4.4.1, wonach im ersten Untersuchungsjahr durch den Neuaufbau der Population ab 1993 kaum mit wiederkehrenden Individuen gerechnet werden kann sowie dem Vergleich mit den Wiederkehrquoten der Folgejahre (vgl. Kap. 6.3.5 und 7.3.5).

KF₁₉₉₇ = 0,98

Für das zweite Jahr 1997 ergibt sich erneut ein Korrekturfaktor von 2 %. Zwar ist die Wahrscheinlichkeit nach einem Jahr Unterbrechung wiederkehrende Weibchen zu registrieren hier noch geringer, hingegen lag die Gesamtzahl der Knoblauchkrötenweibchen mehr als doppelt so hoch wie im Vorjahr.

Die in Kap. 4.3.1 ausführlich beschriebenen Entwicklungen des Wachstums sollen an dieser Stelle unberücksichtigt bleiben. Sie sind zwar für die Aufteilung der benötigten Beutemenge auf Individuen verschiedener Altersklassen notwendig, liefern aber für die Ermittlung der Gesamtmenge keine neuen Erkenntnisse. Zur Vereinfachung bleiben sie hier deshalb unberücksichtigt. Die Zahlen der in den einzelnen Untersuchungsjahren registrierten Individuen lassen sich aus Tab. 11.3.1 entnehmen, wobei insbesondere darauf geachtet wird, daß die Körpermassen der wiederholt angewandten Individuen nicht doppelt berechnet werden, sondern nur der jeweilige Zuwachswert (der Regeneration nach dem Laichgeschäft) mit eingerechnet wird.

Tab. 11.3.1: Ermittlung der Netto-Körpermasse bzw. Netto-Zuwachsraten der Weibchen in den einzelnen Untersuchungsjahren

Weibchen	1996	1997	1998	1999	1996 - 99
Anzahl der erstmals registrierten Individuen	126	318	171	112	727
„Brutto“ - Gesamtmasse aller Individuen inkl. Wiederkehrer [g]	2.399 (100 %)	6.882 (100 %)	5.410 (100 %)	3.960 (100 %)	18.651
Gesamtmasse der aus 1996 wiederkehrenden Individuen [g]	-	- 295 (4,3 %)	- 150 (2,7 %)	- 59 (1,5 %)	- 504
Masse-Zuwachs der Wiederkehrer von 1996 auf 1997[g]	-	+ 68 (1,0 %)	+ 88 (1,6 %)	+ 41 (1,0 %)	+ 197
Gesamtmasse der aus 1997 wiederkehrenden Individuen [g]	-	-	- 917 (17,0 %)	- 344 (8,7 %)	- 1.261
Masse-Zuwachs der Wiederkehrer von 1997 auf 1998[g]	-	-	+ 199 (3,7 %)	+ 143 (3,6 %)	+ 342
Gesamtmasse der aus 1998 wiederkehrenden Individuen [g]	-	-	-	- 788 (19,8 %)	- 788
Masse-Zuwachs der Wiederkehrer von 1998 auf 1999[g]	-	-	-	+ 73 (1,8 %)	+ 73
„Netto“ - Gesamtmasse (in % der „Brutto“ - Gesamtmasse)	2.399 (100 %)	6.655 (96,7 %)	4.630 (85,6 %)	3.026 (76,4 %)	16.710

Die erst aufgrund der Auswertungen in Kap. 6.3.4 möglichen Korrekturen der Gesamtmasse eines Jahres durch die wiederkehrenden Weibchen fließen folgendermaßen in die Tab. 11.3.1 ein: Die Körpermasse der aus einem der Vorjahre wiederkehrenden Individuen muß für die Ermittlung der Gesamtmasse des jeweils betrachteten Jahres subtrahiert werden, da ihr Großteil bereits in einem der früheren Jahre „angelegt“ wurde. Lediglich der Zuwachs der Körpermasse von einem zum nächsten Jahr wird addiert. Den einzelnen Berechnungen liegen für alle in Kap. 6.3.4 genannten Tiere dabei die individuellen „Zuwachsraten“ zugrunde.

Berechnung

Die Berechnung der Beutemenge ergibt sich aus der Formel:

$$(M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF \times KF$$

1996 (n = 126):	$(M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{1996} \times KF_{\text{ext. Hab.}}$	
	$(2.399 - 2,98 \times 126) \times 8,8 \times 0,98 \times 0,95$	= 16.578 g
1997 (n = 318):	$(M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{1997} \times KF_{\text{ext. Hab.}}$	
	$(6.655 - 2,98 \times 318) \times 8,8 \times 0,98 \times 0,95$	= 46.759 g
1998 (n = 171):	$(M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{\text{ext. Hab.}}$	
	$(4.630 - 2,98 \times 171) \times 8,8 \times 0,95$	= 34.447 g
1999 (n = 112):	$(M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{\text{ext. Hab.}}$	
	$(3.026 - 2,98 \times 112) \times 8,8 \times 0,95$	= 22.507 g
1996 - 1999 (n = 727):		= 120.291 g
		~ 120 kg

Aus den Berechnungen geht hervor, daß allein die Weibchen des Ackerhabitats rund 120 kg Nahrung zu sich genommen haben müßten, um über die vier Jahre hinweg die ermittelten Gesamtkörpermassen aufbauen zu können. Bei einer Schwankungsbreite zwischen 16,6 und 46,8 kg ergibt sich ein Mittelwert von genau 30 kg Nahrung pro Jahr.

11.3.2 Bedeutung der männlichen Individuen

Die Grundvoraussetzungen gelten für die männlichen Individuen analog zu den Weibchen. Die Korrekturfaktoren hingegen verschieben sich ebenso wie die Zahl der wiederkehrenden Individuen. Um den prozentual geringeren Masseverlusten und der insgesamt niedrigeren Mortalitätsrate der Männchen während des Laichgeschäftes (vgl. TOBIAS 1997d) Rechnung zu tragen, soll bei der Berechnung ein neuer flexibler Faktor für die Männchen eingeführt werden, um die wahrscheinlich höher liegende Wiederkehr der Männchen zu berücksichtigen. Dieser Faktor muß zwar zwangsläufig in seiner absoluten Höhe unsicher bleiben, doch erlaubt er eine zumindest ansatzweise genauere Annäherung an den tatsächlichen Wert.

KF₁₉₉₆ = 1,05

Der erste Korrekturwert wird von 0,98 auf 1,05 verändert, um die in der Regel etwa ein Jahr früher eintretende Geschlechtsreife der männlichen Individuen zu berücksichtigen. Durch den Neuaufbau der Population ist auch hier eine wiederholte Anwanderung nicht sehr wahrscheinlich, dürfte aber zumindest geringfügig über derjenigen der Weibchen gelegen haben, zumal 1996 deutlich mehr Männchen als Weibchen registriert wurden.

KF₁₉₉₇ = 1,10**KF₁₉₉₈ = 1,15****KF₁₉₉₉ = 1,20**

Wie in Kap. 4 für die Weibchen ausführlich analysiert, scheint ein stetiges Anwachsen der morphometrischen Parameter und eine somit verstärkte Wiederkehr mit zunehmender Untersuchungsdauer auch für die Männchen immer wahrscheinlicher. Aufgrund der anzunehmenden geringeren Belastung der körperlichen Konstitution während des Laichgeschäfts soll der Korrekturfaktor in jedem Jahr um 5 % angehoben werden, um der zu erwartenden höheren Wiederkehrrate Rechnung zu tragen.

Bei den männlichen Tieren konnten im Rahmen dieser Untersuchung keine Wiederkehraten bestimmt werden. Um die für Tab. 11.3.1 angesprochene Doppelrechnung dennoch weitgehend auszuschalten, wird bei der Berechnung auf die Prozentanteile der „Netto“-Gesamtmasse am „Brutto“-Gewicht der weiblichen Individuen zurückgegriffen.

Mögliche Verschiebungen infolge einer höher oder niedriger liegenden Wiederkehr der Männchen müssen somit trotz Korrekturfaktoren in Kauf genommen werden. Diese potentiellen Fehlerquellen dürften sich jedoch nur begrenzt auswirken. Für die Berechnung werden die in Kap. 3 ermittelten absoluten Fangzahlen verwendet.

Tab. 11.3.2: Körpermasse der Männchen in den einzelnen Untersuchungsjahren (dem korrigierten „Netto“-Gesamtwert liegen die abschließenden Prozentzahlen aus Tab. 11.3.1 zugrunde)

Männchen	1996	1997	1998	1999	1996 - 1999
„Brutto“ - Gesamtmasse aller Individuen inkl. Wiederkehrer [g]	3.102 (100 %)	5.014 (100 %)	1.772 (100 %)	1.413 (100 %)	11.301
„Netto“ - Gesamtmasse (in % der „Brutto“ - Gesamtmasse)	3.102 (100 %)	4.849 (96,7 %)	1.517 (85,6 %)	1.080 (76,4 %)	10.548

Berechnung

Die Berechnung der Beutemenge ergibt sich aus der Formel:

$$(M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF \times KF$$

$$\begin{aligned} 1996 (n = 267): & (M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{1996} \times KF_{\text{ext. Hab.}} \\ & (3.102 - 2,98 \times 267) \times 8,8 \times 1,05 \times 0,95 = 20.245 \text{ g} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 1997 (n = 382): & (M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{1997} \times KF_{\text{ext. Hab.}} \\ & (4.849 - 2,98 \times 382) \times 8,8 \times 1,10 \times 0,95 = 34.123 \text{ g} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 1998 (n = 120): & (M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{1998} \times KF_{\text{ext. Hab.}} \\ & (1.517 - 2,98 \times 120) \times 8,8 \times 1,15 \times 0,95 = 11.146 \text{ g} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 1999 (n = 92): & (M_{\text{adult}} - M_{\text{juvenil}}) \times WF_{8,8} \times KF_{1999} \times KF_{\text{ext. Hab.}} \\ & (1.080 - 2,98 \times 92) \times 8,8 \times 1,20 \times 0,95 = 8.084 \text{ g} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 1996 - 1999 (n = 861): & \\ & = 73.598 \text{ g} \\ & \sim 74 \text{ kg} \end{aligned}$$

Für die Gesamtmasse der von den Knoblauchkrötenmännchen verzehrten Beutetiere errechnen sich insgesamt fast 74 kg, durchschnittlich gut 18 kg Nahrung pro Jahr.

11.3.3 Diskussion der Berechnungen

Einschränkend müssen an dieser Stelle jedoch mögliche Unsicherheitsfaktoren erwähnt werden. Zum einen ist die Anzahl derjenigen Tiere, die sich im Landlebensraum aufhält und aufgrund der Nicht-Teilnahme am Wandergeschehen nicht erfaßt werden kann (vgl. KUHN 1994), im Freiland kaum (jemals) abzuschätzen. Für diese zusätzlichen Tiere einer Population müßte demnach - zumindest für Wachstum und Erhaltungsstoffwechsel - ein zusätzliches Nahrungspotential verfügbar sein.

Zum anderen muß das Verhältnis von physiologischem Wasserhaushalt zur reinen Trockenmasse der Tiere als bedeutende Variable angeführt werden. Um den Aufbau an Körpersubstanz festzustellen, wäre es dafür unerlässlich, die Trockenmasse der Tiere - sowohl im juvenilen, als auch im adulten Stadium - zu bestimmen. Daß dieses, nicht zuletzt aufgrund des notwendigen Stichprobenumfangs, aus Gründen des Tierschutzes unmöglich ist, braucht nicht weiter erläutert zu werden.

In die Überlegung können aber zwei Totfunde weiblicher Knoblauchkröten einbezogen werden, die bis zur Mumifizierung getrocknet wurden und anschließend eine Trockenmasse von 4,1 bzw. 4,9 g aufwiesen. Mit Bezug auf die jeweilige Körperlänge dürften diese beiden Individuen ein Lebendgewicht zwischen 16 und 20 g aufgewiesen haben, was bedeutet, daß nur etwa 20 bis 30 % des „Frischgewichts“ durch organische Substanz gebildet wird, mit etwa drei Vierteln der weitaus überwiegende Teil der Organismen aus Wasser besteht.

Für die Betrachtung der reinen Beutemengen sind diese Beobachtungen nicht von Bedeutung, sofern es sich bei diesen um Beutetiere mit einem ähnlich hohen oder höheren Wasseranteil (beispielsweise Regenwürmer) handelt. Wie in Kap. 10 analysiert, bilden jedoch Laufkäfer die bevorzugte Beute von *Pelobates fuscus*. Diese dürften mit ihrem hohen Anteil an unverdaulichem Chitin eine weitaus höhere Trockenmasse als die Kröten aufweisen. Erste Untersuchungen zur Nahrungsverwertung wurden aufbauend auf diese Studie von ROMANOWSKY (2000) durchgeführt. Für diese Berechnung zu verwendende konkrete Aussagen zum Energiegehalt der Beutetiere stehen hingegen leider noch aus.

Als größter Unsicherheitsfaktor muß der von BUCK (1993) ermittelte Faktor von 8,8 g Nahrung pro Massezuwachs von 1 g angesehen werden, der leider nur aus einer sehr geringen Stichprobe berechnet wurde. Bei einer durchschnittlichen Masse eines großen Laufkäfers von 0,2 g müßten demnach zwischen 40 und 50 Beutetiere verspeist werden, um ein Gramm Körpermasse der Knoblauchkröten aufzubauen. Da auf der Ackerfläche aber vorwiegend kleinere Arten ermittelt werden konnten (vgl. Kap. 10) erhöht sich diese Zahl um ein Vielfaches.

Bezogen auf die Gesamtzahlen beider Berechnungen ergibt sich, daß im gesamten Zeitraum etwa 120 kg Beutetiere für die Weibchen und weitere 74 kg Nahrung für die Männchen notwendig waren, um die ermittelten Zuwachsraten der Körpermasse aufzubauen. Bei 194 kg und der Masse eines Laufkäfers zwischen 0,1 und 0,2 g ergibt sich daraus eine Zahl zwischen 970.000 und 1,94 Mio. Laufkäfern, die als Gesamtbeute im Agrarökosystem Acker vorgelegen haben (müssen).

Heruntergerechnet auf den Durchschnitt der Beutemasse eines Jahres (30 kg für die Weibchen, 18 kg für die Männchen) ergibt sich eine Anzahl zwischen 240.000 und 480.000 Carabiden einer Körpermasse zwischen 0,1 und 0,2 g. Als den Berechnungen entnommener, minimaler Wert eines Jahres errechnet sich für 1999 aus einer Gesamtmasse von etwa 30.600 g eine Anzahl von 153.000 bis 306.000 Laufkäfern. Als Maximum kann für das Jahr 1997 eine Gesamtmasse von knapp 80.900 g angenommen werden, aus der sich eine Anzahl von 405.000 bis 809.000 Carabiden ergibt.

Verlässliche Angaben zur Anzahl der auf Agrarflächen vorkommenden Laufkäfer sind in der Literatur nur schwer zu finden, zumal unüberschaubare Verpflechtungen von biotischen und abiotischen Faktoren in den jeweilig untersuchten Standorten vorliegen und der Flächenbedarf einer Population nur sehr schwierig abzuschätzen ist. Zur Einschätzung der ermittelten Ergebnisse, wonach jährlich zwischen 150.000 und 810.000 Laufkäfer (Ø 360.000) als Beutetiere zur Verfügung stehen müßten, sollen Angaben von BASEDOW (1987) und SCHELLER (1984, zit. bei KOKTA 1989) herangezogen werden, die beide auf ähnlichem Niveau liegen.

Aus den langjährigen Untersuchungen von BASEDOW (1987) können Zahlen zu „Häufigkeiten von Laufkäferarten auf 10 m² Fläche in Winterweizenfeldern“ bei konventioneller Bewirtschaftung herangezogen werden. In Bezug auf die mögliche Flächenverbreitung von *Pelobates fuscus* am Standort Acker von etwa 1 ha, ergeben sich Zahlen von 100.000 bis (in Spitzen) 700.000 Individuen für *Pterostichus melanarius* und 150.000 bis (in Spitzen) 900.000 Vertretern von *Platynus dorsalis*, die allerdings in Abhängigkeit von Jahreszeit und Bewirtschaftung (Populationseinbrüche nach Insektizidbehandlung) stark schwanken können.

Auch wenn die „Reviergröße“ der Amphibien letztlich nicht exakt abzuschätzen ist und die Angaben zur Häufigkeit der Laufkäfer nur Vergleichswerte darstellen, scheinen die oben berechneten Werte durchaus in einer realistischen Größenordnung zu liegen. Selbst wenn nie alle potentiell verfügbaren Beutetiere auch als Nahrungsquelle genutzt werden, was dafür sprechen würde, daß die für *Pterostichus melanarius* und *Platynus dorsalis* berechneten Zahlen zu niedrig liegen, kommt daneben immer noch größere Anzahl weiterer Carabidenarten vor (vgl. Kap. 10 und Kap. 14.6). Die Kombination mehrerer Arten in unterschiedlichen Abundanz (vgl. BASEDOW 1987, RATHS & RIECKEN 1999) läßt die Deckung des Bedarfs von einigen Hunderttausend Laufkäfern als Nahrung der untersuchten Knoblauchkrötenpopulation auf der Ackerfläche als durchaus möglich erscheinen. Die herausragende Bedeutung von *Pelobates fuscus* als Prädator der Laufkäferfauna des Agrarökosystems Acker wird daraus mehr als deutlich.

11.4 Möglichkeiten für eine „amphibienverträgliche“ Bewirtschaftung

In Bezug auf die in Kap. 7.4.2 dargestellten, aus der Bewirtschaftung der landwirtschaftlichen Flächen resultierenden Gefährdungsursachen, sollen an dieser Stelle abschließend Möglichkeiten für die Anpassung der Bewirtschaftung unter Maßgabe eines verbesserten (Amphibien-) Artenschutzes beschrieben werden (vgl. auch GLANDT 1996, TOBIAS 1999, TOBIAS & ROMANOWSKY 1999).

- Hinsichtlich der maschinellen Bewirtschaftung ist die Stoppelbearbeitung mit einem Grubber der pflügenden Bearbeitung vorzuziehen, da sie eine weit geringere Mortalität der juvenilen Amphibien zur Folge haben kann (vgl. DÜRR et al. 1999).
- Die oben genannten Anpassungen der Bewirtschaftung gelten dabei vor allem für Stellen einer besonders hohen Bodenfeuchtigkeit innerhalb von Ackerflächen, sogenannten schlaginternen Naßstellen (BERGER et al. 1999). Soweit möglich sollten diese extensiviert oder ganz aus der Bewirtschaftung genommen werden, zumal ein „normaler“ Ertrag in diesen Bereichen ohne den erhöhten Einsatz von Produktionsmitteln in der Regel nicht zu erzielen ist.
- Bei der Bewirtschaftung oder Pflege von Grünlandbereichen aus Gründen des Naturschutzes sollten die angesprochenen „amphibienverträglicheren“ Mähgeräte und Methoden eingesetzt werden, um die Verletzungs- und Mortalitätsrate der Grünlandarten (vor allem *Rana arvalis*, *R. temporaria*) so gering wie möglich zu halten (vgl. CLAßEN et al. 1996, LICZNER 1999 u.a.).
- Die Anlage linearer Strukturen (Hecken, unbewirtschaftete Randstreifen, nicht gemähte Gräben) als „Leitlinien“ für die Amphibienwanderung empfiehlt sich, da sie zum einen den von Amphibien bevorzugten mikroklimatischen Bedingungen nach Windschutz und höherer Luftfeuchtigkeit während der Wanderung entgegenkommen, zum anderen wichtige Verbindungs- und Vernetzungselemente für eine Vielzahl anderer Organismen schaffen (vgl. SCHÄFER 1993, SCHÄFER & KNEITZ 1993, GREßLER 1997, BUNDESAMT FÜR LANDWIRTSCHAFT 1999, TOBIAS & ROMANOWSKY 1999).

- Zwar hat die vorliegende Studie die Bedeutung geeigneter Ackerhabitate für *Pelobates fuscus* aufgezeigt, doch erscheint ein „Mosaik“ aus Flächen unterschiedlicher Bewirtschaftungsintensität die beste Möglichkeit zu sein, um eine hohe Artendiversität - nicht nur der Herpetofauna - zu erhalten und zu fördern (vgl. TOBIAS 1999). Zudem können diese Flächen Ausgangspunkt von Neubesiedlungen sein, falls Populationsteile (möglicherweise durch direkte Einflüsse der Bewirtschaftung) vollständig ausfallen. Fragen der Wirtschaftlichkeit und der Segregation extensivierter Bereiche werden dabei ausführlich von HAMPICKE (1991) und KRETSCHMER (1995) diskutiert.
- Die Verwendung und Ausbringung chemischer Pflanzenschutz- und Düngemittel sollte nach Möglichkeit nicht in der Zeit erfolgen, in der die adulten Tiere zum Laichgewässer bzw. die frisch metamorphosierten Jungtiere vom Gewässer in die Landlebensräume abwandern. Dabei darf der Konflikt nicht übersehen werden, daß sich eine Witterungslage mit Niederschlägen aufgrund der schnelleren Auflösung des Granulats für eine Düngemittelgabe gut eignet, während sie aus der Sicht der zur gleichen Zeit erhöhten Amphibienaktivität abzulehnen ist.
- Als ein ganz wesentlicher Aspekt bei der Umsetzung von Zielen des Artenschutzes in der Agrarlandschaft soll abschließend die Zusammenarbeit von Naturschützern mit der Landwirtschaft genannt werden. Nicht in jedem Fall kann dabei auf eine solch großzügige Unterstützung gerechnet werden, wie sie im Rahmen dieses Projektes vorlag. Für die Naturschutzbehörden wird es deshalb in Zukunft unerlässlich sein, sich in weit stärkerem Maße den Belangen der Landwirtschaft zu widmen, die – nicht zuletzt aufgrund der Agrarpolitik der EU – zahlreichen Zwängen und Problemen unterliegt. Die Landwirte durch Ausgleichszahlungen zu Partnern in Sachen des Naturschutzes zu machen und ihnen, beispielsweise durch Lohnarbeiten für Biotoppflegemaßnahmen, nicht nur ein zweites Standbein zu schaffen, sondern sie gleichermaßen für die gesellschaftliche Bedeutung des Artenschutzes zu sensibilisieren, sollte eines der Ziele einer effektiven Naturschutzarbeit in Politik und Verwaltungen werden.

11.5 Ausblick auf die künftige Dynamik der Population

Die in Kap. 4.4 ausführlich diskutierte allmähliche Annäherung an einen „Sollwert“ der mittleren Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge soll zum Abschluß der Arbeit noch einmal aufgegriffen werden. Die umfangreichen Ergebnisse der vierjährigen Studie haben zu einem vertieften Einblick in die Populationsentwicklung von *Pelobates fuscus* geführt und erlauben somit einen Ausblick auf die zu erwartende Entwicklung der morphometrischen Parameter in den nächsten Jahren.

In Abb. 11.5.1 ist ein rein mathematisches Szenario aufgetragen, das sich aus der Fortführung der logarithmischen Regressionen der Abb. 4.3.6 und 4.3.12 ergibt. Es zeigt eine stetige, sich deutlich abschwächende Zuwachskurve, die ihren „Sollwert“ bei einer Höhe von etwa 32 g Körpermasse für die Acker- bzw. 28 g für die Brachetiere erreicht, die Differenz von 4 g somit rein rechnerisch bis ins Unendliche fortsetzt. Dagegen ergibt sich für die KRL eine stetige Verringerung der Differenz, die schließlich auf einen identischen „Sollwert“ von über 6,1 cm hinauslaufen würde.

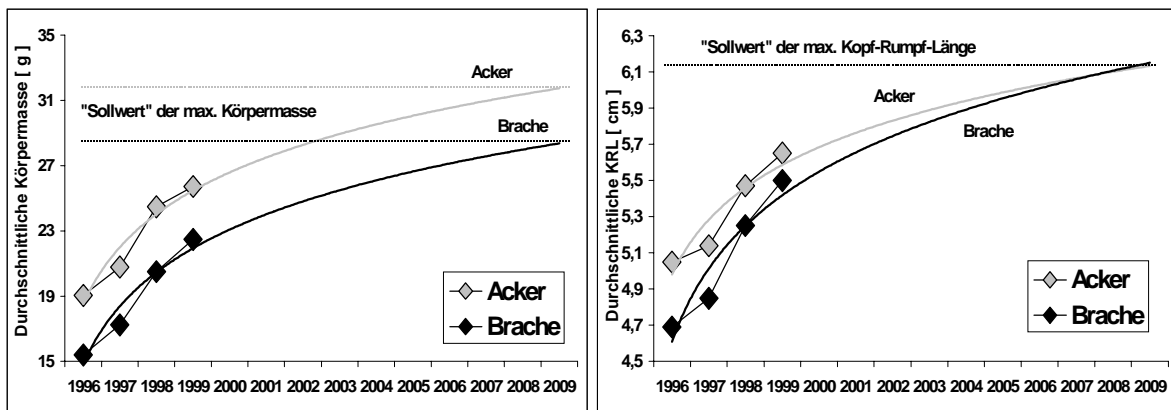


Abb. 11.5.1: Logarithmische Regression der rechnerischen Dynamik von Körpermasse (links) und Kopf-Rumpf-Länge (rechts) der Weibchen beider Standorte in den nächsten zehn Jahren

Diesen rechnerischen Szenarien ist entgegen zu halten, daß sie weder die allmähliche Änderung von Umwelteinflüssen, noch populationsinterne Entwicklungen berücksichtigen. So können kurzfristig auftretende Ereignisse (Umbruch der Brache oder Brachfallen der Ackerfläche aus betriebswirtschaftlichen Erwägungen, Trockenfallen oder Verschmutzung des Schapenteiches) zu einschneidenden Veränderungen der aquatischen oder terrestrischen Biotope führen, die zweifellos nachhaltige Auswirkungen auf die Populationsdynamik nach sich ziehen können.

Bei einer Berechnung zukünftiger Dynamiken muß zudem bedacht werden, daß die beiden Standorte keine voneinander isolierten Lebensräume darstellen. Auch wenn die Habitattreue der Weibchen sehr groß ist und die bevorzugten Laichplätze durch die offene Wasserfläche getrennt liegen, bleibt eine „gemischte Fortpflanzung“ zwischen Acker- und Brachetieren innerhalb des Gewässers und der Wechsel in das jeweils andere Agrarökosystem (theoretisch) jederzeit möglich. Nicht zuletzt ist auch ein potentieller (Gen-) Austausch mit anderen (Teil-) Populationen zu berücksichtigen (vgl. zu Metapopulationskonzepten u.a. VEITH & SEITZ 1995, REICH & GRIMM 1996, VEITH & KLEIN 1996).

Gesicherte Aussagen lassen sich schließlich unter Berücksichtigung der „üblichen Schwankungen“ von Amphibienpopulationen um den Faktor 10 (vgl. BERVEN 1990 für *Rana sylvatica*, ZUGOLARO 1993, zit. bei KOGOJ 1998 für *Bufo viridis*, JEHL 1997 für *Pelobates fuscus*) nur schwer durchführen. Die beschriebenen Szenarien erscheinen aus den genannten Gründen zwar leicht zu erstellen, doch können sie den Ansprüchen an gesicherte Aussagen zur Populationsentwicklung in keiner Weise gerecht werden. Im Arten- und Biotopschutzes wäre der Einsatz eines Computermodells zur Simulation der Populationsdynamik, wie es von HALLEY et al. (1996) mit dem Anspruch „... to make predictions about the criteria which must be met by a landscape to ensure the survival of amphibian populations ...“ vorgestellt wurde, nicht nur wünschenswert, sondern gleichermaßen erforderlich.

Auf den Erfahrungen der Untersuchung basierend, soll deshalb in Abb. 11.5.2 die Prognose gestellt werden, daß sich die durchschnittliche Körpermasse und KRL der Ackerindividuen allenfalls noch im nächsten Jahr leicht erhöhen wird, wobei die nachrückenden Jungtiere der „laichstarken“ Jahrgänge 1997 und 1998 insgesamt zu einer „Auffrischung“ der unteren Größenklassen beitragen dürften.

Aufgrund einer Fehlregulierung des Abflusses war der Teich 1997 allerdings bereits im Juli trockengefallen, weshalb große Teile der Amphibienlarven die Metamorphose nicht rechtzeitig durchlaufen haben. Für 1998 konnte bei 75 Weibchen Tieren ein Ablaichen festgestellt werden. Bei einer Gelegezahl zwischen 1.500 und 2.500 Eiern (vgl. ENGELMANN et al. 1985, NÖLLERT & GÜNTHER 1996) und Reproduktionsraten zwischen 0,002 % und 0,1 % (HILDENHAGEN 1986) darf somit von einer Gesamtzahl von 2 bis 188 metamorphosierte Jungtieren 1998 ausgegangen werden. Die für Subadulte sehr hohe Zahl von knapp 200 einjährigen Individuen, die 1999 von ROMANOWSKY (2000) und PAPENDIECK (2000) in den an das Teichgebiet angrenzenden Ackerflächen gefunden wurden, zeigen, daß die Reproduktion noch weit höher gelegen haben muß und für die nächsten Jahre (ab 2001) eine verstärkte Zuwanderung von Jungtieren zu erwarten ist.

Wie in Abb. 11.5.2 dargestellt, dürfte sich am Standort Brache der allmähliche Zuwachs von Körpermasse und KRL auch in den nächsten zwei Jahren noch erkennbar fortsetzen. Ob dabei die absoluten Werte der Ackerindividuen - aufgrund der vielfältigen Einflüsse des Sommerhabitats Brache - jemals erreicht werden können, erscheint hingegen zweifelhaft.

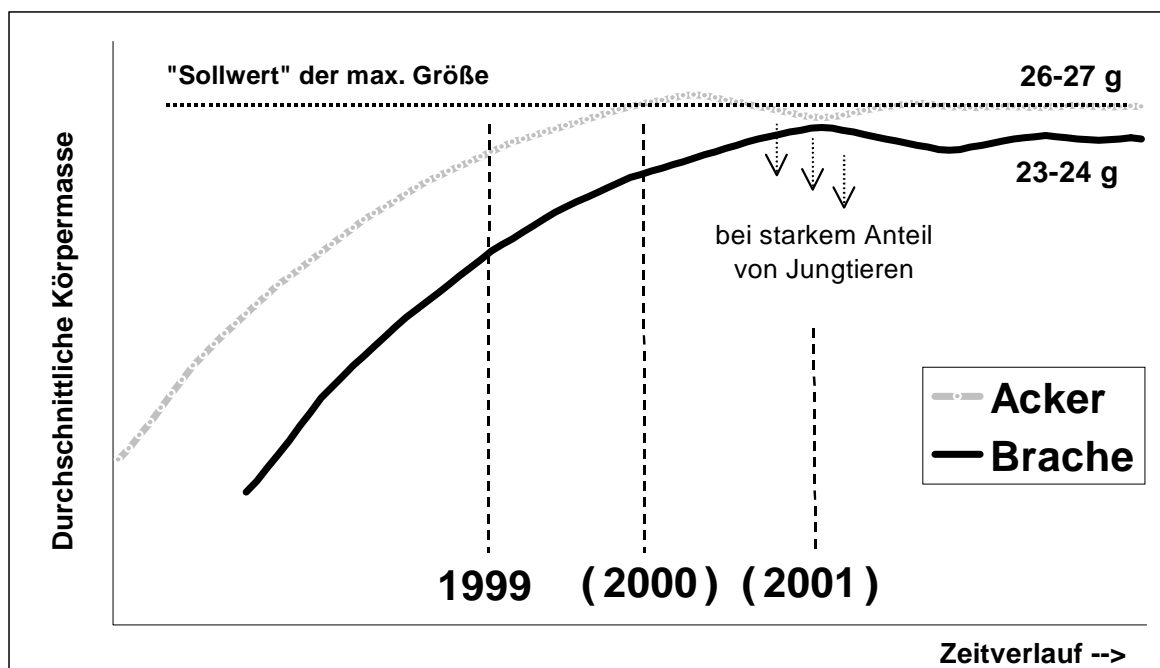


Abb. 11.5.2: Prognose der künftigen Dynamik der morphometrischen Parameter der Weibchen beider Standorte (Fortbestand der Umweltbedingungen, insbesondere Struktur der terrestrischen Habitate sowie jährliche Reproduktion vorausgesetzt).

Wie Abb. 11.5.2 prognostiziert, ist bei den Ackerindividuen mit einer maximalen Steigerung der mittleren Körpermasse auf 26 bis 27 g, bei den Bracheweibchen auf einen Bereich zwischen 23 bis 24 g zu rechnen. Sollten sich diese Werte durch einen hohen Anteil an Jungtieren nach unten korrigieren, spräche dieses - insbesondere wenn die gefundenen Maximalwerte der mindestens fünfjährigen Individuen weiterhin auf einem hohen Niveau verbleiben - für eine „gesunde Altersstruktur“ der Population. Die im Artenschutz oft befürchtete Überalterung von Populationen, die im negativen Fall sogar zum Erlöschen ganzer Vorkommen führen kann, braucht für die untersuchte Population bislang nicht befürchtet zu werden.

Durch die im Rahmen des Gesamtprojektes durchgeführten Studien, welche die Diplomarbeiten von ROMANOWSKY (2000) und PAPENDIECK (2000) beinhalten, konnte ein recht umfangreiches Spektrum der terrestrischen Lebensweise von *Pelobates fuscus* ermittelt werden. Erstmals wurden die Einflüsse der Agrarökosysteme Acker und Brache auf Populationsdynamik, mehrjährige Reproduktion und Ernährungsweise von Knoblauchkröten beschrieben und bewertet. Weitere Untersuchungen sollten sich insbesondere als Weiterführung der Langzeitstudie anschließen und vertieft Aspekte der landwirtschaftlichen Bewirtschaftung analysieren. Vor allem in der Kombination mit verhaltensökologischen Fragen im Landschaftsraum wäre die Weiterführung des „Projekts Knoblauchkröte“ am Schapenteich eine lohnenswerte und erfolgversprechende Aufgabe.

12 Zusammenfassung

Die in den einzelnen Kapiteln analysierten und bewerteten Ergebnisse lassen sich abschließend aufgeteilt in methodische, populationsdynamische sowie agrarökologische Aspekte zusammenfassen. In der vorliegenden Arbeit sollten überwiegend die weiblichen Individuen von *Pelobates fuscus* untersucht werden. Da ihre körperliche Konstitution für die Reproduktion und somit den Wanderrhythmus bzw. die Lebenszyklen entscheidend ist, bestimmen sie die Dynamik der gesamten Population maßgeblich. Mehrjährige Studien sind allerdings bisher weitgehend unterblieben.

Die angewandte Methodik lehnte sich bei der Verwendung von Fangzäunen und Doppelleitplanken mit Eimerfallen an seit längerem als praktikabel und zuverlässig bewertete Verfahren an. Ebenso konnte mit dem Vermessen der morphometrischen Parameter Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge auf bewährte Methoden zurückgegriffen werden. Die im Rahmen der Studie verbesserte Methode der individuellen Wiedererkennung von *Pelobates fuscus* anhand des Rückenmusters kam im gesamten Untersuchungszeitraum zum Einsatz und war die grundlegende Voraussetzung für alle Auswertung zu den Entwicklungen einzelner Individuen.

Die untersuchte Population der Knoblauchkröte am UntersuchungsGewässer des Schapenteiches wird im Vergleich mit den vorliegenden Literaturangaben als große bis sehr große Population eingestuft. Insbesondere gilt dabei der vergleichsweise hohe Anteil an weiblichen Individuen als ungewöhnlich.

In der Arbeit werden die Beobachtungen an weiblichen Knoblauchkröten aus zwei unterschiedlichen Agrarökosystemen miteinander verglichen. Es wird offensichtlich, daß die Weibchen, die einen im konventionellen Getreidefeldbau bewirtschafteten Ackerhabitat als Sommerlebensraum nutzen, eine signifikant höhere Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge aufweisen als die Individuen, die eine fünfjährige Brache fläche bewohnen.

Zudem kann den Ackerindividuen eine bessere körperliche Konstitution bescheinigt werden, die auf die verbesserte Ausstattung des Sommerlebensraumes zurückzuführen ist. Möglicherweise gibt es daneben auch Vorteile in der Larvalentwicklung im Laichgewässer und herrscht am Standort Brache zudem eine stärkere Konkurrenz zu anderen Amphibienarten. Bei beiden Populationsteilen ist gleichermaßen ein Anstieg der morphometrischen Werte zu verzeichnen, dessen Ursache im Neuaufbau der Population zu suchen ist, nachdem aufgrund des regelmäßig bereits im Frühsommer trockenfallenden Laichbiotops bis 1993 keine Reproduktion hatte stattfinden können. Die erheblichen Differenzen zwischen Acker- und Brachekröten verändern sich über den Zeitraum von vier Jahren allerdings nur geringfügig, was ebenfalls auf die Güte des Nahrungsbiotops Acker zurückzuführen ist.

Bei der Betrachtung des Gewässeraufenthaltes weisen die Ackerweibchen nicht nur die absolut und relativ zur Körpermasse höheren Laichgewichte, sondern auch die geringere Mortalitätsrate während der Laichzeit auf. Der Anteil der ablaichenden Weibchen an der Gesamtzahl der registrierten Tiere liegt bei dieser Gruppe höher, was an der besseren körperlichen Konstitution gegenüber den Brachetieren liegt.

Bei der Betrachtung mehrerer aufeinanderfolgender Anwanderungen einzelner Individuen zum Laichgewässer bzw. der Analyse der Rück- mit den folgenden Wiederanwanderungen wird die bessere Konstitution der Ackerweibchen erneut deutlich. Bei ihnen liegen nicht nur die Wiederkehrzeiten zum Gewässer höher als bei den Brachetieren, sondern sie nehmen zwischen zwei Laichwanderungen auch stärker an Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge zu. Auch für diese Unterschiede muß eine suboptimale Ausstattung des Landlebensraumes Brache angeführt werden.

Die in beiden Analysen erstaunlich geringen räumlichen wie zeitlichen Differenzen zwischen der Registrierung in zwei oder mehr Jahren deuten auf ein offenbar individuell ausgeprägtes Wanderungsschema weiblicher Individuen innerhalb eines Rahmens der Gesamtpopulation von *Pelobates fuscus* hin. Um von der Witterung unbeeinflusste Ergebnisse zu erhalten, empfiehlt sich zu dessen Bewertung die Betrachtung der fortlaufenden Tage mit Wanderungsaktivität anstelle der Datumsangabe. Darüber hinaus werden Erklärungsansätze für den Begriff des Negativwachstums sowie den erforderlichen Schwellenwert der körperlichen Konstitution für die mehrmalige Teilnahme am Laichgeschäft gegeben.

Mögliche negative Einflüsse der Bewirtschaftung der landwirtschaftlichen Flächen werden insbesondere für das Agrarökosystem Acker ausführlich analysiert und diskutiert, um speziell das Gefährdungspotential der Knoblauchkröte abschätzen zu können. Im vorliegenden Untersuchungsgebiet erscheinen diese Auswirkungen dabei gegenüber den zwingend zu vermutenden Vorteilen des Lebensraumes Acker in den Hintergrund zu treten.

In Laborversuchen wird nachgewiesen, daß sich in leicht grabbaren Substraten mit vegetationsfreier Oberfläche eine deutlich größere Eingrabetiefe gegenüber der stark verfilzten Grasnarbe der Brachefläche zeigt. Dabei wird auf die Vorteile der Verwendung von Grabküvetten im Vergleich zu Versuchsbecken sowie die gute Übertragbarkeit der Ergebnisse auf das Verhalten der Tiere im Freiland eingegangen. Darüber hinaus wird nachgewiesen, daß die geordneten, linearen Strukturen des Ackers einen signifikant förderlichen Einfluß auf den Beutefangerfolg von *Pelobates fuscus* haben.

Abschließend wird die für die nachtaktiven Knoblauchkröten potentiell verfügbare Beutefauna auf den beiden Untersuchungsflächen untersucht. Dabei fällt für den betrachteten zeitlichen Jahresausschnitt insbesondere die weit erhöhte Zahl kleinerer Laufkäferarten auf der Ackerfläche ins Auge, die eine deutlich verbesserte Nahrungssituation für die dortigen Jungtiere zur Folge hat. Auf der Brache kommen im Gegensatz dazu vornehmlich größere Carabiden vor, welche die geringere körperliche Konstitution der Bracheindividuen infolge des strukturbedingt eingeschränkten Beutefangerfolgs allerdings nicht aufheben können.

Abschließend wird auf den erheblichen Einfluß der untersuchten Population von *Pelobates fuscus* als Prädator im Agrarökosystem Acker hingewiesen, die potentiell verzehrten Mengen an Laufkäfern werden detailliert berechnet. Auf die Bedeutung mehrjähriger Studien, insbesondere in terrestrischen Amphibienarten sowie Empfehlungen für eine verträgliche Bewirtschaftung wird hingewiesen. Mit einem Ausblick auf noch offene Fragen schließt eine Prognose für die künftige Dynamik der Population die Gesamtuntersuchung ab.

13 Literatur

ALTIERI, M. A. (1999): The ecological role of biodiversity in agroecosystems. - Agriculture, Ecosystems and Environment 74, pp. 19-31

ANDREONE, F. & PAVIGNANO, I. (1988): Observations on the breeding migration of *Pelobates fuscus insubricus* Cornalia, 1873 at a ditch in north western Italy (Amphibia, Anura, Pelobatidae), Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino 6, pp. 241-250

BAARS, M. A. (1979): Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. - Oecologia 41, pp. 25-46

BAKER, J. (1997): The Declining Amphibian Populations Task Force. – British Herpetological Society Bulletin 59, pp. 35-38

BASEDOW, T. (1987): Der Einfluß gesteigerter Bewirtschaftungsintensität im Getreidebau auf die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). - Mitt. der Biol. Bundesanstalt, Heft 235, 123 S.

BAUMANN, K. (1997): Zur Populationsökologie der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*) bei Leiferde (Landkreis Gifhorn) unter besonderer Berücksichtigung der Effektivität einer Umsiedlung in ein Ersatzlaichgewässer. - Braunsch. naturkd. Schr., 5, Heft 2, S. 249-267

BEEBEE, T. J. C. (1995): Amphibian breeding and climate. - Nature 374, p. 219 f.

BEEBEE, T. J. C. (1996): Ecology and Conservation of Amphibians. - Chapman & Hall, 214 pp.

BERGER, L. (1989): Disappearance of amphibian larvae in the agricultural landscape. - Ecol. Int. Bull., 17: 65-73

BERGER, G. & H. KRETSCHMER (1997): Risikopotentiale landwirtschaftlicher Bewirtschaftung für Amphibien im Agrarraum – eine raum-zeitliche Betrachtung. – Ökol. Hefte Berlin, 6: 122-127

BERGER, G. , SCHÖNBRODT, T., LANGER, C. & H. KRETSCHMER (1999): Die Agrarlandschaft der Lebusplatte als Lebensraum für Amphibien. – Amphibien in der Agrarlandschaft, Rana Sonderband 3, S. 81-99

BERVEN, K. A. (1990): Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). – Ecology 71, pp. 1599-1608

BITZ, A., KÖNIG, H. & L. SIMON (1996): Knoblauchkröte - Die Amphibien und Reptilien in Rheinland-Pfalz. - Fauna Flora Rheinland-Pfalz 18/19, Landau, S. 165-182

BLAB, J. (1986): Biologie, Ökologie und Schutz von Amphibien. - 3. Aufl., Schriftenreihe für Landespflege und Naturschutz, Heft 18, 150 S.

BLAUSTEIN, A. R. & D. B. WAKE (1995): The puzzle of declining amphibian populations. - Scientific American, pp. 56-61

- BLAUSTEIN, A. R., WAKE, D. B. & W. P. SOUSA (1994):** Amphibian declines: Judging stability, persistence and susceptibility of populations to local and global extinctions. – *Conservation Biology* 8, pp. 60-71
- BRANDL, R. & TOPP, W. (1985):** Size structure of *Pterostichus* ssp (Carabidae): aspects of competition. – *Oikos* 44 (2): 234-238.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964):** Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. – Springer, 3. Aufl., 865 S.
- BRUNKEN, H. (1995):** Fischökologische Beurteilung des Schapenteiches im Rid-dagshäuser Teichgebiet, Stadt Braunschweig. – Gutachten im Auftrage der Stadt Braunschweig, Grünflächenamt, unveröff.
- BUCK, O. (1993):** Untersuchungen zur Autökologie der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus* LAURENTI 1768): Habitatsprüche, Nahrungspräferenzen und Wachstum, Artenschutz. – Dissertation, Universität Hamburg, 115 Seiten
- BUNDESAMT FÜR LANDWIRTSCHAFT (1999):** Evaluation der Ökomassnahmen und Tierhaltungsprogramme, Zweiter Zwischenbericht. – Bundesamt für Landwirtschaft der Schweiz, Bern, 165 S.
- CLAßEN, A., HIRLER, A. & R. OPPERMAN (1996):** Auswirkungen unterschiedlicher Mähgeräte auf die Wiesenfauna in Nordostpolen. – *Naturschutz und Landschaftsplanung* 28: 139-144
- COGALNICEANU, D., AIOANEI, F., CIUBUC, C. & VADINEANU, A. (1998):** Food and feeding habits in a population of common spadefoot toads (*Pelobates fuscus*) from an island in the lower Danube floodplain. – *Alytes*, 15: 145-157
- CONNELL, J. H. & W. P. SOUSA (1983):** On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. – *American Naturalist* 121, pp. 789-824
- DEXEL, R. & KNEITZ, G. (1987):** Zur Funktion von Amphibienschutzanlagen im Straßenbereich. – *Forschung Straßenbau und Straßenverkehrstechnik*, Bonn, Heft 516, 93 S.
- DONNELLY, M. A., GUYER, C., JUTERBOCK, J. E. & R. A. ALFORD (1994):** Techniques for Marking Amphibians. – in: HEYER et al. (Editors): *Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians*, Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 277-282
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB (1994):** *Biology of Amphibians*. – The Johns Hopkins University Press, 670 pp.
- DUNSON, W. A., WYMAN, R. L. & E. S. CORBETT (1992):** A symposium on amphibian declines and habitat acidification. – *Journal of Herpetology* 26, pp. 349-352
- DÜRR, S., BERGER, G. & H. KRETSCHMER (1999):** Effekte acker- und pflanzenbau-licher Bewirtschaftung auf Amphibien und Empfehlungen für die Bewirtschaftung in Amphibien-Reproduktionszentren. – in: *Amphibien in der Agrarlandschaft*, Rana Sonderband 3, S. 101-116

- EIBL-EIBESFELDT, I. (1955):** Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren, 2. Zur Paarungsbiologie der Gattungen Bufo, Hyla, Rana und Pelobates. - 21. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft
- ENDEL, S. E. (1989):** Wanderaktivität und Populationsstruktur von *Pelobates fuscus* (Amphibia: Anura) auf der Donauinsel (Wien). - Diss., Universität Wien, 77 S.
- ENGELMANN, W.-E., FRITZSCHE, J., GÜNTHER, R. & F. J. OBST (1985):** Lurche und Kriechtiere Europas. - Leipzig, 420 S.
- FERNER, J. W. (1979):** A review of marking techniques for amphibians and reptiles. - Society for the study of amphibians and reptiles, Herpetolog. Circular (Lawrence, Kanada) 9, 40 p.
- FISCHER, C. (1998):** Bestandsgrößen von Grasfrosch-Laichgesellschaften (*Rana temporaria*) im nordwestdeutschen Tiefland – Auswertung von Laichballenzählungen an 448 Gewässern. – Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 5, Heft1/2, S. 15-30
- FRIEDL, T. W. & G. M. KLUMP (1997):** Some aspects of population biology in the European treefrog, *Hyla arborea*. – Herpetologica 53, pp. 321-330
- GITTINS, S. P., KENNEDY, R. I. & R. WILLIAMS (1985):** Aspects of the population age-structure of the common toad (*Bufo bufo*) at Llandrindod Wells Lake, mid-Wales. – British Journal of Herpetology 6, pp. 447-449
- GLANDT, D. (1981):** Zum Postmetamorphose-Wachstum von *Triturus cristatus* (Amphibia, Urodela, Salamandridae) im Freiland. - Zool. Jb. Anat. 106, S. 76-86
- GLANDT, D. (1986):** Die saisonalen Wanderungen der mitteleuropäischen Amphibien. - Bonner zoologische Beiträge, Heft 3, Jg. 37, S. 211 - 228
- GLANDT, D. (1990):** Biologie und Ansiedlung der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*): Zwischenbilanz eines Artenschutzprojektes. - Metelener Schriftenr. Naturschutz 1, S.73-85
- GLANDT, D. (1996):** Naturschutz durch Extensivierung der Agrarlandschaft, dargestellt am Beispiel von Amphibienlebensräumen. - Natur- und Landschaftskunde 32, S. 59-64
- GOLAY, N., STARCK, C. & H. DURRER (1995):** Das Nahrungsspektrum von Kreuzkröten (*Bufo calamita*) in den ersten Wochen nach der Metamorphose. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 2, Heft1/2, S. 17-22
- GREßLER, S. (1995):** Phänologie, Populationsstruktur und Populationsdynamik der Knoblauchkröte *Pelobates fuscus fuscus* (LAURENTI, 1768) an einem Gewässer auf der nördlichen Donauinsel bei Wien: ein Vergleich von acht Untersuchungsjahren. - Diplomarbeit Universität Wien, unveröff.
- GREßLER, S. (1997):** Biotopverbund für Amphibien: Trittsteinbiotope, die neue Naturschutzstrategie. – in: HÖDL, W., JEHLE, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 235-249

- HAGSTROM, T. (1982):** Winter habitat selection by some north European amphibians. - British Journal of Herpetology, Vol. 6, pp. 276-277
- HALLEY, J. M., OLDHAM, R. S. & J. W. ARNTZEN (1996):** Predicting the persistence of amphibian populations with the help of a spatial model. – Journal of Applied Ecology 33, pp. 455-470
- HALLIDAY, T. (1998):** A declining amphibian conundrum. - Nature 394, p. 418 f.
- HALLIDAY, T. R. & VERRELL, P. A. (1988):** Body Size and Age in Amphibians and Reptiles. - Journal of Herpetology 22, pp. 253-265
- HAMPICKE, U. (1991):** Naturschutzökonomie. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 342 S.
- HENLE, K. (1996):** Möglichkeiten und Grenzen der Analyse von Ursachen des Artenrückgangs aus herpetofaunistischen Kartierungsdaten am Beispiel einer lang-jährigen Erfassung. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 3, Heft1/2, S. 73-101
- HENLE, K. & STREIT, B. (1990):** Kritische Betrachtungen zum Artenrückgang bei Amphibien und Reptilien und zu dessen Ursachen. - Natur und Landschaft, 65 Jg., H. 7/8, 347-359
- HEUSSER, H. (1963):** Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, *Bufo bufo* L. – Mitt. der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen, Band 28, Jg. 63/67, 101-112
- HEUSSER, H. (1968a):** Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* L.; Laichzeit, Umstimmung, Ovulation, Verhalten. – Naturforschende Ges. Zürich 13, S. 257-289
- HEUSSER, H. (1968b):** Die Lebensweise der Erdkröte *Bufo bufo* L.; Wanderung und Sommerquartiere. – Revue Suisse Zoologique 75, S. 927-982
- HEUSSER, H. (1969):** Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo* (L.); Das Orientierungsproblem. - Revue Suisse de Zoologie, T. 76, S. 443-513
- HILDENHAGEN, D. (1986):** Untersuchungen zur Populationsökologie der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*). - Diplomarbeit, Universität Göttingen, unveröff., 171 S.
- HILDENHAGEN, D., LINDENSCHMIDT, M., REHAGE, O. G. & G. STEINBORN (1981):** Knoblauchkröte - *Pelobates f. fuscus*. - in: FELDMANN, R. Die Amphibien und Reptilien Westfalens, Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen, 43. Jg., Heft 4, S. 75-77
- HOFRICHTER, R. (Hrsg.) (1998):** Amphibien: Evolution, Physiologie, Ökologie und Verbreitung, Verhalten, Bedrohung und Gefährdung. - Naturbuch-Verlag, 264 S.
- HOPPE-DOMINIK, B. (1994):** Amphibien- und Kleingewässerschutzkonzept von Braunschweig, Schriftenreihe Kommunalen Umweltschutz Stadt Braunschweig, Heft 4, 24 S.
- HUNDERTMARK, E. (1965):** Der Landkreis Braunschweig (Verwaltungsbezirk Braunschweig), Die Landkreise in Niedersachsen, Band 22, Walter Dorn Verlag
- JAHN, K. (1994):** Untersuchungen zur Populationsökologie von *Pelobates fuscus* (LAURENTI, 1768) und *Hyla arborea* (LINNAEUS, 1758) am Friedeholzer Schlatt (Syke, Landkreis Diepholz). - Diplomarbeit Universität Bremen, unveröff., 71 S.

- JAHN, K. (1997):** Beobachtungen zur Eingrabbtiefe von *Pelobates fuscus* während der Laichzeit. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 4, Heft1/2, S. 165-172
- JAHN, K. (1998):** Der Einfluß von Körpergröße, Körpermasse und Alter auf die Laichmasse von *Pelobates fuscus*-Weibchen. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 5, Heft1/2, S. 71-80
- JEDICKE, E. (1992):** Die Amphibien Hessens. - Verlag Eugen Ulmer, 152 S.
- JEHLE, R. (1997):** Langzeitstudien zur Dynamik von Amphibienpopulationen: ein Überblick. - in: HÖDL, W., JEHL, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 73-83
- JEHLE, R. & W. HÖDL (1998):** Pits versus patterns: Effects of transponders on recapture rate and body condition of Danube Crested Newts (*Triturus dobrogicus*) and Common Spadefoot Toads (*Pelobates fuscus*). – Herpetological Journal 8, pp. 181-186
- JEHLE, R., N. ELLINGER & W. HÖDL (1997):** Der Endelteich der Wiener Donauinsel und seine Fangzaunanlage für Amphibien: ein sekundäres Gewässer für populationsbiologische Studien. - in: HÖDL, W., JEHL, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 85-102
- JORGENSEN, C. B. & H. WIND-LARSEN (1987):** Allocation of matter in the body of growing toads, *Bufo bufo*: components of condition. – Acta Zool. 68, S. 57-64
- KADEL, K. (1977):** Untersuchungen zur Eizahl und Laichgröße der Erdkröte (*Bufo b. bufo*). – Salamandra 13, S. 36-42
- KNEITZ, S. (1998):** Untersuchungen zur Populationsdynamik und zum Ausbreitungsverhalten von Amphibien in der Agrarlandschaft. – Laurenti Verlag, Bochum, 237 S.
- KNEITZ, S. (1999):** Besiedlungsdynamik und Entwicklung von Amphibienpopulationen in der Agrarlandschaft, Ergebnisse einer Langzeituntersuchung bei Bonn. – Amphibien in der Agrarlandschaft, Rana Sonderband 3, S. 21-28
- KOGOJ, E. (1997):** Populationsdynamik von Amphibien an einem Sekundärgewässer der Wiener Donauinsel (Österreich): Ein Vergleich von zwölf Taxa und neun Untersuchungsjahren (1986-1987, 1989-1995). - in: HÖDL, W., JEHL, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 183-213
- KOGOJ, E. (1998):** Struktur, Dynamik und Phänologie von Amphibienpopulationen, unter besonderer Berücksichtigung der Knoblauchkrötenpopulation (*Pelobates fuscus* LAURENTI 1768) eines Sekundärgewässers der Wiener Donauinsel (Österreich). - Diplomarbeit Universität Wien, unveröff., 113 S.
- KOKTA, C. (1989):** Auswirkungen abgestufter Intensität der Pflanzenproduktion auf epigäische Arthropoden, insbesondere Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae), in einer dreigliedrigen Fruchtfolge. - Diss., Technische Hochschule Darmstadt, 160 S.
- KÖNIG, H. (1989):** Untersuchungen an Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) während der Frühjahrswanderung, Fauna Flora Rheinland-Pfalz 5, S. 621-636

- KÖNIG, H. & M. Diemer (1992):** Untersuchungen an Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) im Landhabitat. - Fauna Flora Rheinland-Pfalz 6, S. 913-933
- KRETSCHMER, H. (1995):** Wieviel Landwirtschaft braucht der Biotop- und Artenschutz? – Zeitschrift für Kulturtechnik und Landentwicklung 36, S. 214-221
- KROMP, B. (1999):** Carabid beetles in sustainable agriculture – a review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. - Agriculture, Ecosystems and Environment 74, pp. 187-228
- KUHN, J. (1994 a):** Lebensgeschichte und Demographie von Erdkrötenweibchen *Bufo bufo bufo* (L.). - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 1, Heft1/2, S. 3-87
- KUHN, J. (1994 b):** Methoden der Anuren-Markierung für Freilandstudien: Übersicht, Knie-Ringetiketten, Erfahrungen mit der Phalangenamputation. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 1, Heft1/2, S. 177-192
- KUHN, J. (1997):** Die Erdkröte: eine biologische Porträtskizze und die Lebensgeschichte der Weibchen. - Biologie in unserer Zeit, 27. Jg., Nr.2, S. 76-86
- KUHN, J. (1998):** Life-history-Analysen, Verhaltens- und Populationsökologie im Naturschutz: die Notwendigkeit von Langzeitstudien. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 58, S. 93-113
- KUZMIN, S. L. (1995):** Die Amphibien Rußlands und angrenzender Gebiete. – Die Neue Brehm Bücherei, Band 627, Spektrum Akademischer Verlag, 274 S.
- KUZMIN, S., V. V. BOBROV & E. A. DUNAEV (1996):** Amphibians of Moscow Province: distribution, ecology and conservation. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 3, Heft1/2, S. 19-72
- KYEK, M. (1995):** Amphibienschutz an Straßen in Österreich. – LÖBF-Mitteilungen 1, S. 34-40
- LANDIS, D. A. (1994):** Arthropod sampling in agricultural landscapes: ecological considerations. – in: PEDIGO, L. & G. D. BUNTIN (Eds.): Handbook of Sampling Methods for Arthropods in Agriculture, CRC Press, Boca Raton, 714 pp.
- LICZNER, Y. (1999):** Auswirkungen unterschiedlicher Mäh- und Heubearbeitungsmethoden auf die Amphibienfauna in der Narewniederung (Nordostpolen). – Amphibien in der Agrarlandschaft, Rana Sonderband 3, S. 67-79
- LINDROTH, C. H. (1945):** Die Fennoskandischen Carabidae, Spezieller Teil. - Göteborgs Kungl. Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar, Band 4, 709 S.
- LÖVEI, G. L. & K. D. SUNDERLAND (1996):** Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - Annu. Rev. Entomol. 41, S. 231-256
- MAZUR, T. (1966):** Preliminary studies on the composition of amphibian's food. - Ekol. Pol. Ser. A, Warszawa 14, S. 309-319.
- MEISSNER, K. (1970 a):** Obligatorisches Lernen im Funktionskreis der Vergrabe-handlung von *Pelobates fuscus fuscus* LAUR. (Anura). - Zool. Jb. Physiol., Bd. 75, S. 423-469

- MEISSNER, K. (1970 b):** Zur arttypischen Struktur, Dynamik und Aktualgenese des grabspezifischen Appetenzverhaltens der Knoblauchkröte (*Pelobates f. fuscus* LAUR.; *Pelobatidae*, *Anura*). - Biologisches Zentralblatt, Band 89, Heft 4, S. 409-434
- MEISSNER, K. (1972):** Repetitive Aktivität, Rhythmus und Periodik in der ersten Vergrabbehandlung von *Pelobates fuscus* LAUR. (*Anura*). - Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Band 4, S. 427-435
- MEISSNER, K. (1973):** Ökologische Nische, Körperbau und physio-ethologische Parameter bei grabenden Pelobatiden (*Anura*). - Tagungsband 7. Generalversammlung der Biologischen Gesellschaft der DDR, S. 31-32a
- MEISSNER, K. (1977 a):** Zeitliche und numerische Ordnung in einem nicht-stationären Prozeß: Das Grabverhalten der Kröte *Pelobates fuscus* LAUR. (*Anura*). - IFAC-Symposium on Control Mechanisms in Bio- and Ecosystems, Vol. 5, S. 59-66
- MEISSNER, K. (1977 b):** Gesetzmäßigkeiten des Zeitverhaltens in einem nicht-stationären System (Bipedale Grabmotorik der Kröte *Pelobates fuscus* LAUR.). - Nova Acta Leopoldina Nr. 225, Band 46, S. 621-630
- MEISSNER, K. (1983):** Circadiane Rhythmen von Lokomotion, Atmungsaktivität und Pupillomotorik bei der Kröte *Pelobates fuscus* LAUR. - Zool. Jb. Physiol., Bd. 87, S. 297-308
- MEISSNER, K. (1986):** Tagesperiodik und endogenes Zeitprogramm in der Pupillokinetik einer nachtaktiven Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus* LAUR.). - in: TEMBROCK, G. et. al. (Hrsg.): Verhaltensbiologie, G. Fischer Verlag, S. 245-247
- MEISSNER, K. (1991):** *Pelobates fuscus* (LAURENTI 1768) - Modell grabender Amphibien und ihrer ökologischen Innidation. - in: HERRMANN, H.-J. (Hrsg.): Amphibienforschung, S. 63-75
- MÜHLSCHLEGEL, L. & VENCES, M. (1997):** Reduzierung der Kleinsäugermortalität in Amphibien-Landfallen durch selektive Ausstiegshilfen - ein Beitrag zum Säugetierschutz. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 4, Heft1/2, S. 173-186
- MÜLLER, J. K. (1984):** Die Bedeutung der Fallenfangmethode für die Lösung ökologischer Fragestellungen. - Zool. Jb. Syst. 111, S. 281-305
- NEVO, E. (1965):** Climatic adaptation in size of the green toad (*Bufo viridis*). - Israel journal of medical sciences, Jerusalem, p. 1010
- NÖLLERT, A. (1990):** Die Knoblauchkröte. - Die Neue Brehm-Bücherei, 2. Aufl, A. Ziemsen Verlag Wittenberge Lutherstadt, 144 S.
- NÖLLERT, A. & R. GÜNTHER (1996):** Knoblauchkröte. - *Pelobates fuscus*, in: GÜNTHER, R. (Hrsg.): Die Amphibien und Reptilien Deutschlands, Gustav Fischer Verlag, Jena, S. 252-274
- OBST, H. J. (1986):** Amphibien und Reptilien in der Stadt – ihre Rolle und ihre Chancen in der Fauna urbaner Bereiche. – Wiss. Z. Univ. Leipzig 35, S. 619-626

- OLDHAM, R. S. & M. TOWNS (1991):** The effect of agricultural fertilizers on amphibians (B). NPK fertilizers granules on adult, male *Rana temporaria*. - N. C. C. Report, Contract No. F72-15-05
- OLDHAM, R. S., LATHAM, D. M., HILTON-BROWN, D. & J. G. BROOKS, J. G. (1993):** The effect of agricultural fertilizers on amphibians. - English Nature Contract Report, English Nature, Peterborough
- OLDHAM, R. S., LATHAM, D. M., HILTON-BROWN, D., TOWNS, M., COOKE, A. S. & A. BURN (1997):** The effect of ammonium nitrate fertilizer on frog (*Rana temporaria*) survival. - Agriculture, Ecosystems & Environment, 61: 69-74
- OPPERMANN, R., LICZNER, Y. & A. CLABEN (1997):** Auswirkungen von Landmaschinen auf Amphibien und Handlungsempfehlungen für Naturschutz und Landwirtschaft. – Inst. f. Landschaftsökologie und Naturschutz Siegen, ILN Werkstattreihe 4, 119 S.
- PAPENDIECK, M. (2000):** Aktivitäts- und Bewegungsmuster der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*) in zwei unterschiedlichen Sommerlebensräumen, Diplomarbeit, Techn. Universität Braunschweig, unveröff.
- PECHMANN, J. H., SCOTT, D. E., SEMLITSCH, R. D., CALDWELL, J. P., VITT, L. J. & J. W. GIBBONS (1991):** Declining Amphibian Populations: The Problem of Separating Human Impacts from Natural Fluctuations. - Science, Vol. 253, pp. 892-895
- PECHMANN, J. H. K. & H. M. WILBUR (1994):** Putting declining amphibian populations in perspective natural fluctuations and human impacts. - in: Herpetologica 50 (1), pp. 65-84
- PINTAR, M. (1982):** Wachstum von Braunfröschen im Freiland (Amphibia: Salientia: Raniiidae. - in: Salamandra 18, S. 338-341
- PLYTYCZ, B. & J. BIGAJ (1993):** Studies on the growth and longevity of the yellow-bellied toad, *Bombina variegata*, in natural environments. – Amphibia-Reptilia 14, pp. 35-44
- PODLOUCKY, R. (1990):** Amphibienschutz an Straßen. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 1, S. 1-11
- RATHS, U. & RIECKEN, U. (1999):** Laufkäfer im Drachenfelser Ländchen. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz, Heft 59, 156 S.
- REICH, M. & GRIMM, V. (1996):** Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme. - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 5, 123-139
- ROMANOWSKY, T. (2000):** Zur Nahrungspräferenz der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*) in zwei unterschiedlichen Sommerlebensräumen, Diplomarbeit, Techn. Universität Braunschweig, unveröff.
- ROMANOWSKY, T. & M. TOBIAS (1999):** Vergleich der Aktivitätsdichten von Bodenarthropoden (insbesondere Laufkäfern, Carabidae) in zwei agrarisch geprägten Lebensräumen. – in: KRONE, A. et al. (Hrsg.): Amphibien in der Agrarlandschaft, Sonderheft 3 der RANA, S. 49-57

- RYSER, J. (1986):** Altersstruktur, Geschlechterverhältnis und Dynamik einer Grasfrosch-Population (*Rana temporaria* L.) aus der Schweiz. – Zoologischer Anzeiger 217, S. 234-251
- SACHER, P. (1987):** Mehrjährige Beobachtungen an einer Population der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*). – Hercynia N. F., 24 2, 142-152
- SAVAGE, R. M. (1942):** The Burrowing and Emergence of the Spade Foot Toad, *Pelobates fuscus*. – Proc. Zool. Soc. (Ser. A) 112, S. 21-35
- SCHÄFER, H.-J. & KNEITZ, G. (1993):** Entwicklung und Ausbreitung von Amphibien-Populationen in der Agrarlandschaft - ein E+E – Vorhaben. – Natur und Landschaft, 68 Jg., H. 7/8, 376-385
- SCHÄFER, S. (1993):** Entwicklung und Ausbreitung von Amphibien-Populationen in der Agrarlandschaft. – Diss., Universität Bonn, 294 S.
- SCHESKE, C. (1986):** Habitatsprüche zweier gefährdeter Arten: Moorfrosch (*Rana arvalis*) und Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*). – Schriftenr. Bayer. Landesamt für Umweltschutz, Heft 73, 191-196
- SCHLÜPMANN, M., KRONSHAGE, A. & A. GEIGER (1995):** Bibliographie zur Herpetofauna Nordrhein-Westfalens. – Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 2, Heft 1/2, S. 97-220
- SCHNEEWEISS, N. & U. SCHNEEWEISS (1997):** Amphibienverluste infolge mineralischer Düngung auf Agrarflächen. – Salamandra 33 (1), S. 1-8
- SCHNEEWEISS, U. & N. SCHNEEWEISS (1999):** Gefährdung von Amphibien durch mineralische Düngung. – Amphibien in der Agrarlandschaft, Rana Sonderband 3, S. 59-66
- SINSCH, U. (1988):** Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. – Oecologia 76, pp. 390-398
- SINSCH, U. (1990):** Migration and orientation in anuran amphibians. – Ethology Ecology & Evolution 2, pp. 65-79
- SINSCH, U. (1998):** Biologie und Ökologie der Kreuzkröte *Bufo calamita*. – Laurenti Verlag, 222 S.
- STEBBINS, R. C. & COHEN, N. W. (1995):** A natural history of amphibians. – Princeton University Press, New Jersey, 316 pp.
- STEIN, W. (1965):** Die Zusammensetzung der Carabidenfauna einer Wiese mit stark wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen. – Z. Morph. Ökol. Tiere. 53, S. 83-99
- STICHT, S. (1997):** Von Lurchen und Menschen: Eine Geschichte über die rätselhaften Rückgänge von Amphibienpopulationen. – in: HÖDL, W., JEHLE, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 251-270
- STÖCKLEIN, B. (1980):** Untersuchungen an Amphibien-Populationen am Rande der mittelfränkischen Weiherlandschaft unter besonderer Berücksichtigung der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus* Laur.). – Diss., Universität Erlangen-Nürnberg, 192 S.

- STOEFER, M. & N. SCHNEEWEISS (1999):** Zeitliche und räumliche Aspekte beim Schutz von Amphibien in der Agrarlandschaft des Barnims. – Amphibien in der Agrarlandschaft, Rana Sonderband 3, S. 41-48
- THIELE, H. U. (1964):** Experimentelle Untersuchungen über die Ursache der Biotopbindung bei Carabiden. - Z. Morph. Ökol. Tiere. 53: 387-452.
- THIESMEIER, B. & T. MUTZ (1997):** Zur Laichzeit und Larvalentwicklung des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra terrestris*) im norwestdeutschen Tiefland. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 4, Heft1/2, S. 115-125
- TOBIAS, M. (1997a):** Bestimmungsschlüssel zur individuellen Erkennung der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*). - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 4, Heft1/2, S. 55-62
- TOBIAS, M. (1997b):** Morphometrischer Vergleich von Knoblauchkröten (*Pelobates fuscus*) aus zwei unterschiedlichen Landlebensräumen in Niedersachsen. - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 4, Heft1/2, S. 127-140
- TOBIAS, M. (1997c):** Bestand und Wanderverhalten von Amphibien im Landschaftsschutzgebiet „Schapenteich“ bei Braunschweig. - Braunschw. naturkd. Schr. 5, Heft 2, S. 269-279
- TOBIAS, M. (1997d):** Zu Populationsstruktur und Wanderungsverhalten der Knoblauchkröte (*Pelobates fuscus*) unter besonderer Berücksichtigung des angewandten Amphibienschutzes“. – Diplomarbeit Techn. Universität Braunschweig, unveröff., 133 S.
- TOBIAS, M. (1998):** Zur Frühjahrswanderung subadulter Moor- und Grasfrösche (*Rana arvalis*, *R. temporaria*). - Zeitschr. f. Feldherpetologie, Band 5, Heft1/2, S. 31-41
- TOBIAS, M. (1999):** Mehr Artendiversität durch Strukturvielfalt in der Agrarlandschaft. - Ökologie & Landbau 4, S. 47
- TOBIAS, M. & T. ROMANOWSKY (1999):** Zur faunistischen Bedeutung landwirtschaftlicher Nutzflächen - Amphibien in Agrarökosystemen. – in: BÜCHS, W. (Bearb.): Nicht bewirtschaftete Areale in der Agrarlandschaft, Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem, Heft 368, S. 171-182
- UMWELTBUNDESAMT (1997):** Daten zur Umwelt, Der Zustand der Umwelt in Deutschland. – Erich Schmidt Verlag, Berlin
- VEITH, M. & A. SEITZ (1995):** Anwendungsmöglichkeiten der Populationsgenetik für den Artenschutz. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 24, S. 219-225
- VEITH, M., FUHRMANN, M., DÖHR, S. & A. SEITZ (1995):** Akzeptanz und Effektivität einer Amphibienschutzanlage, Fortschritte. – LÖBF-Mitteilungen 1, S. 15-22
- VEITH, M. & M. KLEIN (1996):** Zur Anwendung des Metapopulationskonzeptes auf Amphibienpopulationen. - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 5, 217-228

VERRELL, P. A. (1985): The winter habitats of amphibians in Milton Keynes, England. - British Herpetological Society, Bulletin 13, pp. 24-27

WARBURG, M. R. (1994): Population ecology, breeding activity, longevity, and reproductive strategies of *Salamandra salamandra* during an 18-year long study of an isolated population on Mount Carmel, Israel. – Mertensiella 4, S. 399-421

WEDERKINCH, E. (1988): Population size, migration barriers, and other features of *Rana dalmatina* populations near Koge, Zealand, Denmark. - Memoranda Societatis pro fauna et flora fennica 64, pp. 101-103

WIENER, A. K. (1995): Untersuchungen zur Demographie und Phänologie einer Knoblauchkröten-Population, *Pelobates fuscus fuscus* (Laurenti, 1768) (Amphibia, Anura), nördlich von Wien. - Diplomarbeit Univ. Wien, unveröff., 131 S.

WIENER, A. K. (1997a): Phänologie und Wanderverhalten einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti 1768) auf der Wiener Donauinsel: ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989-1995. – in: HÖDL, W., JEHL, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 151-164

WIENER, A. K. (1997b): Struktur und Dynamik einer Knoblauchkröten-Population (*Pelobates fuscus fuscus*, Laurenti 1768) auf der Wiener Donauinsel: ein Vergleich der Untersuchungsjahre 1986, 1987 und 1989-1995. - in: HÖDL, W., JEHL, R. & G. GOLLMANN (Hrsg.): Populationsbiologie von Amphibien – eine Langzeitstudie auf der Wiener Donauinsel, Stapfia 51, S. 165-181

WOLF, K.-R. (1993): Untersuchungen zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses von Migrationshindernissen auf das Wanderverhalten und die Entwicklung von vier Erdkrötenpopulationen im Stadtgebiet von Osnabrück. - Diss., Universität Osnabrück

WOLF, K.-R. & E. IGELMANN (1995): Neue Wege im Amphibienschutz. – in: LÖBF-Mitteilungen 1, S. 40-47

Abbildungsverzeichnis

Abbildungs- nummer	Abbildungstitel	Seite
Abb. 2.3.1	Abgrenzung der zwei unterschiedlichen Agrarökosysteme „Acker“ und „Brache“	5
Abb. 2.4.1	Lage der Fangzäune (H = Hinwanderung zum Schapenteich (Laichwanderung), R = Rückwanderung in den Sommerlebensraum, gestrichelte Linie: zusätzliche Fangzäune 1996, gepunktete Linie: zusätzlicher Fangzaun 1997)	7
Abb. 3.3.1a	Anzahl und Geschlechterverhältnis der von 1996 bis 1999 am Standort Acker registrierten Knoblauchkröten, die Größe der Kreisflächen entspricht maßstabsgerecht den Individuenzahlen	13
Abb. 3.3.1b	Standort Brache	13
Abb. 3.3.3	Dynamik der Weibchen beider Standorte im Vergleich zum jeweiligen Vorjahr (1996 entspricht 100 %)	14
Abb. 3.3.4	Dynamik der Männchen beider Standorte im Vergleich zum jeweiligen Vorjahr (1996 entspricht 100 %)	14
Abb. 4.3.1	Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Acker	22
Abb. 4.3.2	Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Brache	22
Abb. 4.3.3	Dynamik der durchschnittlichen Körpermasse der Weibchen des Standorts Acker (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)	24
Abb. 4.3.4	Dynamik der durchschnittlichen Körpermasse der Weibchen des Standorts Brache (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)	24
Abb. 4.3.5	Dynamik und Differenzen der durchschnittlichen Körpermasse (Bezugsbasis: „Standort Acker 1996“)	25
Abb. 4.3.6	Logarithmische Regression der Dynamik der Körpermassen beider Standorte im Verlauf von vier Jahren	26
Abb. 4.3.7	Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Acker	27
Abb. 4.3.8	Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Brache	27
Abb. 4.3.9	Dynamik der durchschnittlichen Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Acker (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)	29
Abb. 4.3.10	Dynamik der durchschnittlichen Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Brache (Prozentangaben bezogen auf das jeweilige Vorjahr)	29

Abb. 4.3.11	Dynamik und Differenzen der durchschnittlichen Kopf-Rumpf-Länge (Bezugsbasis: „Standort Acker 1996“)	30
Abb. 4.3.12	Logarithmische Regression der Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen beider Standorte im Verlauf von vier Jahren	31
Abb. 4.3.13	Regression von Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen der Standorte Acker (durchgezogene Linie) und Brache (gestrichelte Linie) von 1996 bis 1999, K-Koeff. = Korrelationskoeffizient nach T-Test	32
Abb. 4.3.14	Durchschnittliche Masse und KRL der Weibchen des Standorts Acker im Verlauf der jährlichen Anwanderungen 1996 bis 1999	33
Abb. 4.3.15	Durchschn. Masse und KRL der Weibchen des Standorts Brache im Verlauf der jährlichen Anwanderungen 1996 bis 1999	34
Abb. 5.2.1	Apparatur zum Fotografieren des individuellen Rückenmusters von Knoblauchkröten (aus TOBIAS 1997a; notiert werden für jedes Foto: fortlaufende Nummer, Geschlecht, Eimerfalle und Fangdatum)	45
Abb. 6.3.1	Wiederkehrende Weibchen des Standorts Acker im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl der Anwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)	57
Abb. 6.3.2	Wiederkehrende Weibchen des Standorts Brache im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl der Anwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)	58
Abb. 6.3.3	Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Acker (in Prozent)	59
Abb. 6.3.4	Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Brache (in Prozent)	59
Abb. 6.4.1	Schematisches Erklärungsmodell für „Negativwachstum“	62
Abb. 6.4.2	Regression zwischen räumlicher Differenz der Anwanderstellen zweier aufeinanderfolg. Jahre und der Entfernung zum Laichgewässer als Mittelwert der Eimer beider Jahre (Zusammenstellung der betrachteten Zeiträume 96/97, 97/98, 98/99)	64
Abb. 6.4.3	Kartenausschnitt der Hordorfer Straße am Standort Acker (Pfeile = „Trichterwirkung“ d. Leitlinien Str. und Entwässerungsgraben, Zahlen = Eimernummern der Abb. 6.4.2, schraffierte Fläche Veg. = „Orientierungspunkt“ Gartenvegetation)	65
Abb. 6.4.4	Schematisches Erklärungsmodell zur Einbindung der Individuen von <i>Pelobates fuscus</i> in ein Wanderungsschema auf Populationsebene	67
Abb. 7.3.1	Wiederkehrende Weibchen des Standorts Acker im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl aller Rückwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)	74

Abb. 7.3.2	Wiederkehrende Weibchen des Standorts Brache im Verlauf von vier Jahren (Prozentangaben bezogen auf die Gesamtzahl aller Rückwanderer des jeweils „ersten“ Jahres, n = absolute Zahl der Wiederkehrer)	75
Abb. 7.3.3	Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Acker (in Prozent)	76
Abb. 7.3.4	Anteil der Wiederkehrer an den Gesamtzahlen der von 1997 bis 1999 angewanderten Weibchen am Standort Brache (in Prozent)	76
Abb. 8.2.1	Versuchsterrarium zur Ermittlung der Bodenpräferenz	86
Abb. 8.2.2	Versuchsküvette zur Ermittlung der Eingrabetiefe bei unterschiedlichen Oberflächenstrukturen	87
Abb. 9.2.1	Versuchsaufbau zur Simulation der Ackerfläche	94
Abb. 9.2.2	Versuchsaufbau zur Simulation der Brachefläche	95
Abb. 9.3.1	Durchschnittliche Anzahl der zu den verschiedenen Versuchszeitpunkten des Fütterungsversuches noch in den Becken befindlichen Heimchen (<i>Acheta domestica</i>) - Signifikanzniveaus nach Wilcoxon-Test	95
Abb. 10.3.1	Abundanz der <i>Pelobates fuscus</i> potentiell zur Verfügung stehenden Laufkäfer (Carabidae) beider Standorte (aus ROMANOWSKY & TOBIAS 1999, verändert)	99
Abb. 11.5.1	Logarithmische Regression der rechnerischen Dynamik von Körpermasse (links) und Kopf-Rumpf-Länge (rechts) der Weibchen beider Standorte in den nächsten zehn Jahren	112
Abb. 11.5.2	Prognose der künftigen Dynamik der morphometrischen Parameter der Weibchen beider Standorte (Fortbestand der Umweltbedingungen, insbesondere Struktur der terrestrischen Habitate sowie jährliche Reproduktion vorausgesetzt)	113

Tabellenverzeichnis

Tabellen- nummer	Tabellentitel	Seite
Tab. 2.3.1	Landwirtschaftliche Nutzung der beiden Untersuchungsflächen von 1993 bis 1999	6
Tab. 2.6.1	Populationsgrößen der am Schapenteich mit der Knoblauchkröte vergesellschafteten Amphibienarten (TOBIAS 1997c, verändert), die Grünfrösche sind zum Teichfrosch-Komplex zusammengefaßt	8
Tab. 2.7.1	Zeitraum der Freilanderhebungen der Frühjahrswanderungen von 1996 bis 1999	9
Tab. 4.3.1	Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Acker	23
Tab. 4.3.2	Dynamik der Masseverteilung der Weibchen des Standorts Brache	23
Tab. 4.3.3	Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Acker	28
Tab. 4.3.4	Dynamik der Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen des Standorts Brache	28
Tab. 4.3.5	Konditionsindex ($KI = \text{Körpermasse [g]} / KRL^3 [\text{mm}] \times 10^6$) nach KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987)	31
Tab. 4.4.1	Anteile der Geburtsjahrgänge an der Gesamtzahl der in einem Jahr angewanderten Weibchen (in Prozent)	39
Tab. 4.4.2	Vergleich der ermittelten Körpermasse-Daten mit Literaturangaben	40
Tab. 4.4.3	Vergleich der ermittelten Kopf-Rumpf-Länge-Daten mit Literaturangaben	41
Tab. 5.3.1	Mittlere Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz sowie Anteil an der Gesamtzahl der auf der Hin- und Rückwanderung registrierten Weibchen des Standorts Acker von 1996 bis 1999	46
Tab. 5.3.2	Mittlere Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz sowie Anteil an der Gesamtzahl der auf der Hin- und Rückwanderung registrierten Weibchen des Standorts Brache von 1996 bis 1999	46
Tab. 5.3.3	Mittlerer prozentualer Körpermasseverlust der am Laichgeschäft beteiligten Weibchen (mind. 15 % Körpermasseverlust) beider Standorte zwischen Hin- und Rückwanderung in Prozent	47
Tab. 6.3.1	Mittlere Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Acker (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres)	53

Tab. 6.3.2	Mittlere Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Brache (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres)	53
Tab. 6.3.3	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Acker (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent	54
Tab. 6.3.4	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Brache (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent	54
Tab. 6.3.5	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Acker (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent	55
Tab. 6.3.6	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Brache (bezogen jeweils auf die Anwanderung des Vorjahres) in Prozent	55
Tab. 6.3.7	Konditionsindizes KI der Weibchen beider Standorte während zweier aufeinanderfolgender Anwanderungen ($KI = \text{Körpermasse [g]} / \text{KRL}^3 [\text{mm}] \times 10^6$) nach KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987)	55
Tab. 6.4.1	Vergleich der Bandbreite individueller Differenzen zwischen Datum und Aktivitätstag zwischen zwei aufeinander folgenden Anwanderungen	66
Tab. 7.3.1	Mittlere Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Masse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Acker (bezogen auf die jeweils vorangegangene Rückwanderung)	71
Tab. 7.3.2	Mittlere Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Masse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Weibchen des Standorts Brache (bezogen auf die jeweils vorangegangene Rückwanderung)	71
Tab. 7.3.3	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Acker (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent	72
Tab. 7.3.4	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Körpermasse der Weibchen des Standorts Brache (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent	72
Tab. 7.3.5:	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Acker (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent	72
Tab. 7.3.6	Nach Größenklassen analysierte Differenzen der Kopf-Rumpf-Länge der Weibchen des Standorts Brache (bezogen auf die Rückwanderung des Vorjahres) in Prozent	72
Tab. 7.3.7	Konditionsindepzes KI der Weibchen beider Standorte während der Rück- bzw. nachfolgenden Anwanderung ($KI = \text{Körpermasse [g]} / \text{KRL}^3 [\text{mm}] \times 10^6$) nach KADEL (1977) und JORGENSEN & WIND-LARSEN (1987)	73

Tab. 8.3.1	Präferenzen für die Bodenarten „anlehmig“ und „sandig“ bei vegetationsloser Oberfläche	88
Tab. 8.3.2	Präferenzen für die Bodenstrukturen „mit Grasnarbe“ und „vegetationslos“ bei gleicher Bodenart	88
Tab. 8.3.3	Eingrabtiefen bei verschiedenen Oberflächenstrukturen	89
Tab. 11.3.1	Ermittlung der Netto-Körpermasse bzw. Netto-Zuwachsraten der Weibchen in den einzelnen Untersuchungsjahren	105
Tab. 11.3.2	Körpermasse der Männchen in den einzelnen Untersuchungsjahren (dem korrigierten „Netto“-Gesamtwert liegen die abschließenden Prozentzahlen aus Tab. 11.3.1 zugrunde)	107

14 Anhang

14.1 Vegetationsaufnahme des Standorts Brache (Mai 1999)

Deckungsgerade nach Braun-Blanquet (1964)

Kodierung (0-7) in Graustufen

Q 1 - Q 29: Transekte der Brachefläche von West nach Ost (in Richtung des Schapenteiches), 1 x 1 m Quadrate

Art	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	Q6	Q7	Q8	Q9	Q10	Q11	Q12	Q13	Q14	Q15	Q16	Q17	Q18	Q19	Q20	Q21	Q22	Q23	Q24	Q25	Q26	Q27	Q28	Q29
<i>Agrostis stolonifera</i>				4	4	5	4	4	4	4	5	5	5	6	7	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	5	5	4	5
<i>Agrostis tenuis</i>				4	4	4	4	4	4						4	4	4											4	
<i>Alopecurus pratensis</i>	4	4	4				3																						
<i>Anthriscus sylvestris</i>	4	4	3	2	2		3	3	1	3	3	3	1	4	1	1	1	2	1		1	2		1		3			2
<i>Arrhenatherum elatius</i>	6	6	6	5	4	4	4	4	4	4					3	1	4	4	4	4	3	4	4	4			3	4	3
<i>Bromus hordeaceus</i>				4			4	4				3	3			3	3	3	3		3								
<i>Bromus sterilis</i>	4	4	5	5	7	6	6	7	5	7	6	6	5	4	4	5	4	7	5	6	4	4	5	7	4	5	6	7	6
<i>Capsella bursa-pastoris</i>						3					3	1								3									
<i>Cardamine glomeratum</i>					3	4	4	4	3			3		3	4	4	4	4	4		3	3	3		3			3	
<i>Chamomilla recutita</i>														1	4	4		3											
<i>Cirsium arvense</i>	3	3	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	3	4	3	4	4	3	3	4	3	4	3			3
<i>Cirsium oleraceum</i>							2			3					3						3	3	3						
<i>Cirsium vulgare</i>							2			3						1				3									
<i>Dactylis glomerata</i>	4	4	4		3	3		3	3	3				4	3	3	4	4	4	4	4		4		3	4	4	4	4
<i>Galium aparine</i>	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3									3	3						3	
<i>Geranium molle</i>										3	2	1																	
<i>Holcus lanatus</i>		4	4	5	4	4	3	4	4	4	4	4	3	4	3	5	4	4	4	3		4	4	4	4	4	4		4
<i>Lamium album</i>																													3
<i>Mnium cuspidatum</i>														4	4														
<i>Myosotis arvensis</i>							4								3	3	3												

[illegible]

14.2 Dynamik der morphometrischen Parameter (Kap. 4)

Körpermasse (vgl. Kap. 4.3.1)

Tab. 14.2.1: Masseverteilung der Weibchen 1996
(Acker n = 126, Brache n = 29, T-Test p = ,000 höchst signifikant)

1996	unter 10,0 g	10,0 – 11,9 g	12,0 – 13,9 g	14,0 – 15,9 g	16,0 – 17,9 g	18,0 – 19,9 g	20,0 – 21,9 g	22,0 – 23,9 g	24,0 – 25,9 g
Acker	0	4	13	21	22	18	16	8	9
Brache	4	1	8	3	4	3	3	3	0
	26,0 – 27,9 g	28,0 – 29,9 g	30,0 – 31,9 g	32,0 – 33,9 g	34,0 – 35,9 g	über 36,0 g	min.	Ø	max.
Acker	9	2	4	0	0	0	10,4	19,04	31,4
Brache	0	0	0	0	0	0	8,0	15,39	23,4

Tab. 14.2.2: Masseverteilung der Weibchen 1997
(Acker n = 331, Brache n = 61, T-Test p = ,000 höchst signifikant)

1997	unter 10,0 g	10,0 – 11,9 g	12,0 – 13,9 g	14,0 – 15,9 g	16,0 – 17,9 g	18,0 – 19,9 g	20,0 – 21,9 g	22,0 – 23,9 g	24,0 – 25,9 g
Acker	0	0	11	26	50	67	53	53	31
Brache	0	3	7	15	14	11	6	1	1
	26,0 – 27,9 g	28,0 – 29,9 g	30,0 – 31,9 g	32,0 – 33,9 g	34,0 – 35,9 g	über 36,0 g	min.	Ø	max.
Acker	22	6	9	2	0	1	12,1	20,79	36,4
Brache	1	1	0	0	0	0	10,2	17,23	32,5

Tab. 14.2.3: Masseverteilung der Weibchen 1998
(Acker n = 221, Brache n = 60, T-Test p = ,000 höchst signifikant)

1998	unter 10,0 g	10,0 – 11,9 g	12,0 – 13,9 g	14,0 – 15,9 g	16,0 – 17,9 g	18,0 – 19,9 g	20,0 – 21,9 g	22,0 – 23,9 g	24,0 – 25,9 g
Acker	0	0	0	3	9	26	34	30	36
Brache	0	0	1	5	10	14	6	13	4
	26,0 – 27,9 g	28,0 – 29,9 g	30,0 – 31,9 g	32,0 – 33,9 g	34,0 – 35,9 g	über 36,0 g	min.	Ø	max.
Acker	36	27	8	7	2	3	14,6	24,48	41,4
Brache	1	2	1	1	0	0	12,8	20,51	32,2

Tab. 14.2.4: Masseverteilung der Weibchen 1999
(Acker n = 154, Brache n = 41, T-Test p = ,000 höchst signifikant)

1999	unter 10,0 g	10,0 – 11,9 g	12,0 – 13,9 g	14,0 – 15,9 g	16,0 – 17,9 g	18,0 – 19,9 g	20,0 – 21,9 g	22,0 – 23,9 g	24,0 – 25,9 g
Acker	0	0	0	2	8	13	14	21	17
Brache	0	0	0	1	5	4	7	14	5
	26,0 – 27,9 g	28,0 – 29,9 g	30,0 – 31,9 g	32,0 – 33,9 g	34,0 – 35,9 g	über 36,0 g	min.	Ø	max.
Acker	26	25	9	11	6	2	14,8	25,71	37,8
Brache	1	2	1	0	0	1	14,0	22,47	36,1

Kopf-Rumpf-Länge (vgl. Kap. 4.3.2)

Tab. 14.2.5: Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen 1996
(Acker n = 126, Brache n = 29, T-Test p = ,000 höchst signifikant)

1996	unter 4,00 cm	4,00 – 4,24 cm	4,25 – 4,49 cm	4,50 – 4,74 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm
Acker	0	3	5	27	26	26	18
Brache	4	1	6	4	6	5	2

	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	6,00 – 6,24 cm	über 6,25 cm	min.	Ø	max.
Acker	12	6	3	0	4,05	5,05	6,21
Brache	1	0	0	0	3,79	4,69	5,70

Tab. 14.2.6: Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen 1997
(Acker n = 334, Brache n = 61, T-Test p = ,053 nicht signifikant)

1997	unter 4,00 cm	4,00 – 4,24 cm	4,25 – 4,49 cm	4,50 – 4,74 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm
Acker	0	0	9	31	67	105	78
Brache	0	2	9	9	23	10	5

	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	6,00 – 6,24 cm	über 6,25 cm	min.	Ø	max.
Acker	29	12	3	0	4,40	5,14	6,19
Brache	2	1	0	0	4,00	4,85	5,87

Tab. 14.2.7: Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen 1998
(Acker n = 221, Brache n = 60, T-Test p = ,000 höchst signifikant)

1998	unter 4,00 cm	4,00 – 4,24 cm	4,25 – 4,49 cm	4,50 – 4,74 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm
Acker	0	0	1	1	14	42	54
Brache	0	0	0	3	11	14	21

	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	6,00 – 6,24 cm	über 6,25 cm	min.	Ø	max.
Acker	64	33	9	3	4,43	5,47	6,46
Brache	6	3	2	0	4,57	5,25	6,06

Tab. 14.2.8: Kopf-Rumpf-Längen-Verteilung der Weibchen 1999
(Acker n = 154, Brache n = 43, T-Test p = ,016 signifikant)

1999	unter 4,00 cm	4,00 – 4,24 cm	4,25 – 4,49 cm	4,50 – 4,74 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm
Acker	0	0	0	1	5	15	26
Brache	0	0	0	1	3	4	10

	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	6,00 – 6,24 cm	über 6,25 cm	min.	Ø	max.
Acker	42	37	22	6	4,73	5,65	6,48
Brache	15	7	2	1	4,62	5,50	6,31

14.3 Dynamik während der Laichzeit (Kapitel 5)

Tab. 14.3.1: Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz zwischen An- und Rückwanderung der Weibchen an den Standorten Acker und Brache 1996

Acker 1996	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz [g]	[%]	KRL – Differenz [cm]	[%]	Anzahl der Individuen n = 4
min.	12	- 0,8	- 5,0	- 0,09	- 2,00	in % aller Anwanderer 3,2
Ø	14,75	- 4,38	- 18,05	- 0,36	- 6,03	
max.	16	- 9,6	- 36,9	- 1,19	- 19,20	
Brache 1996	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz [g]	[%]	KRL – Differenz [cm]	[%]	Anzahl der Individuen n = 3
min.	6	- 1,6	- 13,3	+ 0,11	+ 2,1	in % aller Anwanderer 10,3
Ø	6,3	- 3,2	- 15,9	- 0,04	- 0,9	
max.	7	- 4,6	- 19,7	- 0,18	- 3,8	

Tab. 14.3.2: Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz zwischen An- und Rückwanderung der Weibchen an den Standorten Acker und Brache 1997

Acker 1997	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz [g]	[%]	KRL – Differenz [cm]	[%]	Anzahl der Individuen n = 87
min.	1	+ 1,4	+ 10,8	+ 0,68	+ 13,0	in % aller Anwanderer 26,0
Ø	13,36	- 3,90	- 18,01	- 0,05	- 0,83	
max.	75	- 10,5	- 38,2	- 0,75	- 14,0	
Brache 1997	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz [g]	[%]	KRL – Differenz [cm]	[%]	Anzahl der Individuen n = 11
min.	7	+ 0,6	+ 3,7	+ 0,35	+ 7	in % aller Anwanderer 18,0
Ø	18,73	- 3,50	- 18,59	- 0,08	- 1,45	
max.	45	- 7,9	- 37,4	- 0,85	- 15,5	

Tab. 14.3.3: Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz zwischen An- und Rückwanderung der Weibchen an den Standorten Acker und Brache 1998

Acker 1998	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz [g]	[%]	KRL – Differenz [cm]	[%]	Anzahl der Individuen n = 69
min.	1	- 0,6	- 3,0	+ 0,30	+ 6,0	in % aller Anwanderer 31,2
Ø	9,79	- 6,99	- 28,11	- 0,15	- 2,72	
max.	33	- 15,6	- 47,9	- 0,62	- 10,8	
Brache 1998	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz [g]	[%]	KRL – Differenz [cm]	[%]	Anzahl der Individuen n = 6
min.	1	- 1,3	- 8,4	+ 0,09	+ 1,9	in % aller Anwanderer 10,0
Ø	11,17	- 3,78	- 19,93	- 0,14	- 2,72	
max.	44	- 6,3	- 30,3	- 0,33	- 6,7	

Tab. 14.3.4: Aufenthaltsdauer, Masse- und KRL-Differenz zwischen An- und Rückwanderung der Weibchen am Standort Acker 1999 (Standort Brache: keine Tiere)

Acker 1999	Aufenthalts- dauer [Tage]	Masse – Differenz		KRL – Differenz		Anzahl der Individuen n = 17		
		[g]	[%]	[cm]	[%]			
		min.	5	- 1,0	- 5,6	+ 0,15	+ 2,7	in % aller Anwanderer 11.0
		Ø	16,17	- 7,17	- 26,34	- 0,30	- 5,25	
max.	35	- 13,4	- 39,0	- 0,67	- 11,4			

Tab. 14.3.5: Anteil der am Laichgeschäft teilnehmenden Weibchen beider Standorte an der Gesamtzahl aller Wiederfänge von 1996 bis 1999

	Acker			Brache		
	ablaichende Individuen	Gesamtzahl Wiederfänge	Anteil [%]	ablaichende Individuen	Gesamtzahl Wiederfänge e	Anteil [%]
1996	2	4	50,0	1	3	33,3
1997	62	84	73,8	7	11	63,6
1998	62	69	89,9	4	6	66,6
1999	15	17	88,2	-	-	-
Ø	35,3	43,5	75,5	4	6,7	54,5
Ø (ohne 1996)	46,3	58,0	84,0	5,5	8,5	65,1

14.4 Vergleich aufeinanderfolgender Anwanderungen (Kapitel 6)

Differenzen morphometrischer und phänologischer Parameter

Tab. 14.4.1: Minimale, durchschnittliche und maximale Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Individuen beider Standorte zwischen den Anwanderungen 1996 und 1997 (bezogen auf 1996)

An- An 96/97 Acker	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl der Indi- viduen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	4	1	10	-1,9	-7,0	-0,15	-2,9	16
Ø	13,1	7,7	65,6	4,23	25,39	0,31	6,22	
max.	28	17	220	8,8	58,7	0,69	14,3	

An- An 96/97 Brach e	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl der Indi- viduen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	7	0	20	1,7	10,6	0,16	3,3	4
Ø	16,3	3,0	26,7	5,53	48,93	0,44	10,10	
max.	24	5	30	8,8	102,3	0,92	23,2	

Tab. 14.4.2: Minimale, durchschnittliche und maximale Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Individuen beider Standorte zwischen den Anwanderungen 1997 und 1998 (bezogen auf 1997)

An- An 97/98 Acker	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl der Indi- viduen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	0	1	0	-5,4	-20,8	-0,42	-7,2	53
Ø	14,9	8,6	58,3	4,43	23,95	0,40	7,91	
max.	64	27	230	12,2	70,1	0,84	17,9	

An- An 97/98 Brach e	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl der Indi- viduen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	3	1	0	-1,0	-5,2	-0,05	-1,0	7
Ø	17,4	11,1	20	2,69	16,99	0,37	7,77	
max.	36	26	50	7,6	50,0	0,65	13,9	

Tab. 14.4.3: Minimale, durchschnittliche und maximale Differenzen von Anwanderzeitpunkt, -stelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Individuen beider Standorte zwischen den Anwanderungen 1998 und 1999 (bezogen auf 1998)

An- An 98/99 Acker	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl der Indi- viduen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	0	1	0	-5,5	-18,5	-0,32	-5,8	32
Ø	16,7	9,2	52,2	2,29	10,25	0,26	4,95	
max.	32	20	200	10,8	57,4	1,47	33,2	

An- An 98/99 Brache	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl der Indi- viduen n =
	Datum	Aktivtag		[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	3	2	10	1,4	7,4	0,25	4,8	5
Ø	15,8	7,8	28	3,92	20,32	0,39	7,48	
max.	31	13	60	6,2	36,0	0,75	14,9	

Nicht-parametrische KS-Tests auf Normalverteilung, T-Tests bei unabh. Stichproben

Tab. 14.4.4 Statistischer Vergleich beider Standorte in aufeinanderfolgenden Anwanderungen

p =	Differenz Anwander- zeitpunkt [Tage]		Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Individuen A (Acker) B (Brache) n =
	Datum	Aktivtag	[g]	[%]	[cm]	[%]	
96 / 97	0,531 n. s.	0,080 n. s.	0,464 n. s.	0,099 n. s.	0,394 n. s.	0,233 n. s.	A = 16 / B = 4
97 / 98	0,631 n. s.	0,375 n. s.	0,407 n. s.	0,621 n. s.	0,740 n. s.	0,939 n. s.	A = 53 / B = 7
98 / 99	0,867 n. s.	0,598 n. s.	0,307 n. s.	0,194 n. s.	0,129 n. s.	0,112 n. s.	A = 32 / B = 5

Abhängigkeit der Körpermasse-Differenz von der Konstitution während der ersten Einwanderung

Tab. 14.4.5: Prozentuale Differenzen der Körpermasse der Weibchen beider Standorte zwischen den Einwanderungen 1996 und 1997 nach Größenklassen (bezogen auf 1996)

Acker	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	25,4	-1,1	-2,0	-7,0	-
Ø	-	37,13	28,21	18,10	3,00	-
max.	-	44,3	58,7	35,0	13,0	-
n =		4	7	3	2	-

Brache	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	-	-	-	-	-
Ø	102,3	61,0	10,6	21,8	-	-
max.	-	-	-	-	-	-
n =	1	1	1	1	-	-

Tab. 14.4.6: Prozentuale Differenzen der Körpermasse der Weibchen beider Standorte zwischen den Einwanderungen 1997 und 1998 nach Größenklassen (bezogen auf 1997)

Acker	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	30,3	3,3	-15,7	-20,8	-
Ø	-	47,03	33,25	17,32	-2,72	-2,7
max.	-	65,8	70,1	49,0	29,4	-
n =	-	3	24	20	5	1

Brache	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	17,3	-5,2	-	-	-
Ø	-	21,50	19,48	-	-	-
max.	-	25,7	50,0	-	-	-
n =	-	2	5	-	-	-

Tab. 14.4.7: Prozentuale Differenzen der Körpermasse der Weibchen beider Standorte zwischen den Einwanderungen 1998 und 1999 nach Größenklassen (bezogen auf 1998)

Acker	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	-	-1,7	-10,3	-18,5	-5,5
Ø	-	-	19,49	9,57	9,32	5,53
max.	-	-	57,4	29,7	24,2	15,8
n =	-	-	7	9	13	3

Brache	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	-	7,4	-	-	-
Ø	-	-	22,38	-	-	12,1
max.	-	-	36,0	-	-	-
n =	-	-	4	-	-	1

Abhängigkeit der Kopf-Rumpf-Längen-Differenz von der Konstitution während der ersten Anwanderung

Tab. 14.4.8: Prozentuale Differenzen der KRL der Weibchen beider Standorte zwischen den Anwanderungen 1996 und 1997 nach Größenklassen (bezogen auf 1996)

Acker	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	5,3	5,3	6,9	-	-1,6	-	-
Ø	7,10	9,81	8,43	-2,9	1,15	0,5	-
max.	10,4	14,3	11,5	-	3,9	-	-
n =	4	5	3	1	2	1	-

Brache	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	9,5	-	-	-	-	-	-
Ø	16,35	3,3	-	4,4	-	-	-
max.	23,2	-	-	-	-	-	-
n =	2	1	-	1	-	-	-

Tab. 14.4.9: Prozentuale Differenzen der KRL der Weibchen beider Standorte zwischen den Anwanderungen 1997 und 1998 nach Größenklassen (bezogen auf 1997)

Acker	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	6,8	5,2	0,2	2,0	3,4	-	-
Ø	12,26	8,78	7,96	6,79	4,70	-7,2	-
max.	17,9	11,8	14,1	12,6	6,0	-	-
n =	7	8	19	15	2	1	-

Brache	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	5,6	8,4	-1,0	-	-	-	-
Ø	8,80	10,60	3,4	-	-	-	-
max.	13,9	12,8	7,8	-	-	-	-
n =	3	2	2	-	-	-	-

Tab. 14.4.10: Prozentuale Differenzen der KRL der Weibchen beider Standorte zwischen den Anwanderungen 1998 und 1999 nach Größenklassen (bezogen auf 1998)

Acker	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	-	-	0,2	0,7	-1,3	-3,4	-1,9
Ø	10,6	6,3	6,33	4,43	3,26	3,96	1,65
max.	-	-	11,6	7,2	7,9	10,9	5,2
n =	1	1	4	6	11	7	2

Brache	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	-	-	4,8	-	-	-	-
Ø	-	5,1	9,85	7,8	-	-	4,8
max.	-	-	14,9	-	-	-	-
n =	-	1	2	1	-	-	1

14.5 Vergleich von Rückwanderungen mit folgenden Anwanderungen (Kapitel 7)

Differenzen morphometrischer und phänologischer Parameter

Tab. 14.5.1: Minimale, durchschnittliche und maximale Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Individuen beider Standorte zwischen Rückwanderung 1996 und Anwanderung 1997 (bezogen auf die Rückwanderung 1996)

Rück-An 96/97 Acker	zwischen- zeitlicher Land- aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi- viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	309	40	1,6	11,8	0,30	6,3	3
Ø	334,0	73,3	5,03	31,3	0,31	6,40	
max.	362	100	9,8	60,5	0,32	6,6	

Rück-An 96/97 Brache	zwischen- zeitlicher Land- aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi- viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	282	20	2,5	19,5	-0,08	-1,7	3
Ø	315,7	63,3	5,13	48,43	0,26	6,47	
max.	346	120	9,5	100,0	0,89	21,9	

Tab. 14.5.2: Minimale, durchschnittliche und maximale Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Individuen beider Standorte zwischen Rückwanderung 1997 und Anwanderung 1998 (bezogen auf die Rückwanderung 1997)

Rück-An 97/98 Acker	zwischen- zeitlicher Land- aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi- viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	318	0	1,5	6,8	-0,67	-11,4	43
Ø	345,0	53,8	8,58	53,81	0,41	8,28	
max.	371	250	21,8	101,9	1,27	28,7	

Rück-An 97/98 Brache	zwischen- zeitlicher Land- aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi- viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	330	10	1	5,7	0	0	6
Ø	353,4	20,0	6,08	40,32	0,52	10,68	
max.	389	30	11,2	63,6	0,86	17,1	

Tab. 14.5.3: Minimale, durchschnittliche und maximale Differenzen von Aufenthaltsdauer im Landlebensraum, Rück- bzw. Anwanderstelle, Körpermasse und Kopf-Rumpf-Länge sowie Anzahl der Individuen beider Standorte zwischen Rückwanderung 1998 und Anwanderung 1999 (bezogen auf die Rückwanderung 1998)

Rück- An 98/99 Acker	zwischen- zeitlicher Land- aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi- viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	319	0	1,8	11,5	-0,04	-0,8	12
Ø	338,4	58,3	9,39	54,77	0,42	7,80	
max.	349	140	14,7	93,8	0,70	13,4	

Rück- An 98/99 Brache	Zwischen- zeitlicher Land- aufenthalt [Tage]	Differenz Rück-/An- wander- stelle [m]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Indi- viduen n =
			[g]	[%]	[cm]	[%]	
min.	344	40	3,0	17,2	0,29	5,7	2
Ø	347,0	60	6,30	38,60	0,34	6,45	
max.	350	80	9,6	60,0	0,39	7,2	

Nicht-parametrische KS-Tests auf Normalverteilung, T-Tests bei unabh. Stichproben

Tab. 14.5.4 Statistischer Vergleich beider Standorte in aufeinanderfolgenden Anwanderungen

p =	zwischen- zeitlicher Landaufenthalt [Tage]	Differenz Masse		Differenz KRL		Anzahl Individuen A (Acker) B (Brache) n =
		[g]	[%]	[cm]	[%]	
96 / 97		Keine Auswertung möglich				A = 3 / B = 3
97 / 98	0,209 n. s.	0,156 n. s.	0,216 n. s.	0,426 n. s.	0,388 n. s.	A = 43 / B = 6
98 / 99	0,205 n. s.	0,261 n. s.	0,392 n. s.	0,618 n. s.	0,654 n. s.	A = 12 / B = 2

Abhängigkeit der Körpermasse-Differenzen von der Konstitution während der Rückwanderung

Tab. 14.5.5: Prozentuale Differenzen der Körpermasse der Weibchen beider Standorte zwischen Rückw. 1996 und Anw. 1997 nach Größenklassen (bez. auf die Rückw. 1996)

Acker	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	-	21,1	-	-	-
Ø	-	11,8	40,80	-	-	-
max.	-	-	60,5	-	-	-
n =	-	1	2	-	-	-

Brache	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	19,5	-	-	-	-
Ø	100,0	22,65	-	-	-	-
max.	-	25,8	-	-	-	-
n =	1	2	-	-	-	-

Tab. 14.5.6: Prozentuale Differenzen der Körpermasse der Weibchen beider Standorte zwischen Rückw. 1997 und Anw. 1998 nach Größenklassen (bez. auf die Rückw. 1997)

Acker	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	50,4	8,4	6,8	-	-
Ø	-	68,23	51,54	21,68	-	-
max.	-	101,9	96,3	37,1	-	-
n =	-	13	26	4	-	-

Brache	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	25,7	5,7	-	-	-
Ø	-	52,13	28,5	-	-	-
max.	-	71,0	63,6	-	-	-
n =	-	3	3	-	-	-

Tab. 14.5.7: Prozentuale Differenzen der Körpermasse der Weibchen beider Standorte zwischen Rückw. 1998 und Anw. 1999 nach Größenklassen (bez. auf die Rückw. 1998)

Acker	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	66,2	11,5	32,4	-	-
Ø	-	80,00	53,28	35,50	-	-
max.	-	93,8	81,2	38,6	-	-
n =	-	2	8	2	-	-

Brache	< 10 g	10 – 15 g	15 – 20 g	20 – 25 g	25 – 30 g	> 30 g
min.	-	-	17,2	-	-	-
Ø	-	-	38,60	-	-	-
max.	-	-	60,0	-	-	-
n =	-	-	2	-	-	-

Abhängigkeit der Kopf-Rumpf-Länge-Differenzen von der Konstitution während der Rückwanderung

Tab. 14.5.8: Prozentuale Differenzen der KRL der Weibchen beider Standorte zwischen Rückw. 1996 und Anw. 1997 nach Größenklassen (bez. auf die Rückw. 1996)

Acker	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	-	-	-	-	-	-	-
Ø	6,6	6,3	6,3	-	-	-	-
max.	-	-	-	-	-	-	-
n =	1	1	1	-	-	-	-

Brache	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	-1,7	-	-	-	-	-	-
Ø	10,1	-0,8	-	-	-	-	-
max.	21,9	-	-	-	-	-	-
n =	2	1	-	-	-	-	-

Tab. 14.5.9: Prozentuale Differenzen der KRL der Weibchen beider Standorte zwischen Rückw. 1997 und Anw. 1998 nach Größenklassen (bez. auf die Rückw. 1997)

Acker	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	9,2	4,4	5,4	-3,8	3,4	-	-
Ø	15,76	8,60	10,87	4,84	5,70	-11,4	-
max.	28,7	12,1	16,7	15,3	9,5	-	-
n =	5	12	10	10	5	1	-

Brache	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	11,6	-	0	-	-	-	-
Ø	14,35	13,4	11,00	-	-	-	-
max.	17,1	-	16,5	-	-	-	-
n =	2	1	3	-	-	-	-

Tab. 14.5.10: Prozentuale Differenzen der KRL der Weibchen beider Standorte zwischen Rückw. 1998 und Anw. 1999 nach Größenklassen (bez. auf die Rückw. 1998)

Acker	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	-	-	7,9	-0,8	2,0	5,5	-
Ø	-	10,1	10,07	7,10	6,35	6,10	-
max.	-	-	13,4	11,0	10,7	6,7	-
n =	-	1	3	4	2	2	-

Brache	< 4,75 cm	4,75 – 4,99 cm	5,00 – 5,24 cm	5,25 – 5,49 cm	5,50 – 5,74 cm	5,75 – 5,99 cm	> 6,00 cm
min.	-	-	-	-	-	-	-
Ø	-	-	5,7	7,2	-	-	-
max.	-	-	-	-	-	-	-
n =	-	-	1	1	-	-	-

14.6 Freilandunters. zum Nahrungspotential (Kap. 10)

Tab. 14.6.1: Gesamtartenliste (aus ROMANOWSKY & TOBIAS 1999, verändert).

Taxa / Art	Länge [mm]	Acker	Brache
<i>Araneae I</i>	1,0-2,0	744	210
<i>Collembola</i>	1,0-2,0	475	321
<i>Dyschirius globosus</i>	2,0-2,8	4	0
<i>Staphylinidae</i>	2,0-3,0	17	3
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	2,8-3,5	32	0
<i>Bembidion biguttatum</i>	3,5-4,5	1	0
<i>Coccinella undecimpunctata</i>	3,5-4,5	0	1
<i>Araneae II</i>	2,0-5,0	11	36
<i>Bembidion deletum</i>	4,0-5,3	21	0
<i>Platynus obscurus</i>	4,8-6,0	133	0
<i>Formicidae</i>	6,0	0	2
<i>Bembidion tetracolum</i>	4,9-6,1	3	0
<i>Clivina fossor</i>	5,0-6,5	3	0
<i>Olisthophus sturmi</i>	5,0-7,0	3	0
<i>Amara familiaris</i>	5,5-7,5	0	11
<i>Platynus dorsalis</i>	5,8-7,5	1	0
<i>Dicheirotichus obsoletus</i>	4,0-8,0	0	1
<i>Loricera pilicornis</i>	6,0-8,0	29	0
<i>Amara aenea</i>	6,5-8,5	113	19
<i>Calathus melanocephalus</i>	6,0-9,0	1	20
<i>Agonum mülleri</i>	6,9-9,0	1	0
<i>Agonum viduum</i>	7,0-9,0	0	3
<i>Agonum sexpunctatum</i>	7,0-9,5	2	0
<i>Oodes helopioides</i>	7,5-9,5	0	1
<i>Diptera</i>	2,0-10,0	70	61
<i>Auchenorrhyncha</i>	5,0-10,0	5	79
<i>Anisodactylus nemorivagus</i>	8,0-10,0	0	15
<i>Harpalus latus</i>	8,0-11,0	1	1
<i>Harpalus rubripes</i>	8,0-11,0	2	1
<i>Araneae III</i>	5,0-12,0	5	26
<i>Caelifera-Larve</i>	9,0-12,0	1	13
<i>Dermaptera</i>	10,0-12,0	7	6
<i>Coleoptera-Larve</i>	10,0-12,0	1	4
<i>Poecilus cupreus</i>	9,0-13,0	7	7
<i>Calathus fuscipes</i>	9,0-14,0	1	6
<i>Chilopoda</i>	15,0	1	0
<i>Diplopoda</i>	15,0	1	1
<i>Pseudophonus rufipes</i>	11,0-16,0	6	27
<i>Pterostichus melanarius</i>	13,0-17,0	17	33
<i>Necrophorus vespilloides</i>	10,0-18,0	5	1
<i>Carabus granulatus</i>	17,0-23,0	36	4
<i>Carabus nemoralis</i>	18,0-28,0	3	0
<i>Lepidoptera-Larve</i>	25,0-30,0	0	3
<i>Carabus cancellatus</i>	17,0-32,0	4	0
Anzahl der Gesamtfänge		1777	922
Verhältnis Acker / Brache		1,93	1

Tab. 14.6.2: Artenliste der Nachtfänge (aus ROMANOWSKY & TOBIAS 1999, verändert).

Taxa	Länge [mm]	Acker	Brache
<i>Araneae I</i>	1,0-2,0	17	13
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	2,8-3,5	3	0
<i>Araneae II</i>	2,0-5,0	1	9
<i>Platynus obscurus</i>	4,5-6,0	22	0
<i>Loricera pilicornis</i>	6,0-8,0	4	0
<i>Diptera</i>	2,0-10,0	29	10
<i>Harpalus latus</i>	8,0-11,0	0	2
<i>Dermaptera</i>	10,0-12,0	2	1
<i>Calathus fuscipes</i>	9,0-14,0	0	5
<i>Pseudophonus rufipes</i>	11,0-16,0	0	7
<i>Pterostichus melanarius</i>	13,0-17,0	0	10
Anzahl der Gesamtfänge		78	57
Verhältnis Acker / Brache		1,37	1

Tab. 14.6.3: Artenliste der hochgerechneten Nachtfänge, Referenz in Klammern (aus ROMANOWSKY & TOBIAS 1999, verändert).

Taxa	Länge [mm]	hochgerechnete Gesamtfänge Acker (Referenz)	hochgerechnete Gesamtfänge Brache (Referenz)
<i>Araneae I</i>	1,0-2,0	761 (17)	223 (13)
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	2,8-3,5	35 (3)	0
<i>Araneae II</i>	2,0-5,0	12 (1)	45 (9)
<i>Platynus obscurus</i>	4,5-6,0	155 (22)	0
<i>Loricera pilicornis</i>	6,0-8,0	33 (4)	0
<i>Diptera</i>	2,0-10,0	99 (29)	71 (10)
<i>Harpalus latus</i>	8,0-11,0	1 (0)	3 (2)
<i>Dermaptera</i>	10,0-12,0	9 (2)	7 (1)
<i>Calathus fuscipes</i>	9,0-14,0	1 (0)	11 (5)
<i>Pseudophonus rufipes</i>	11,0-16,0	6 (0)	34 (7)
<i>Pterostichus melanarius</i>	13,0-17,0	17 (0)	43 (10)